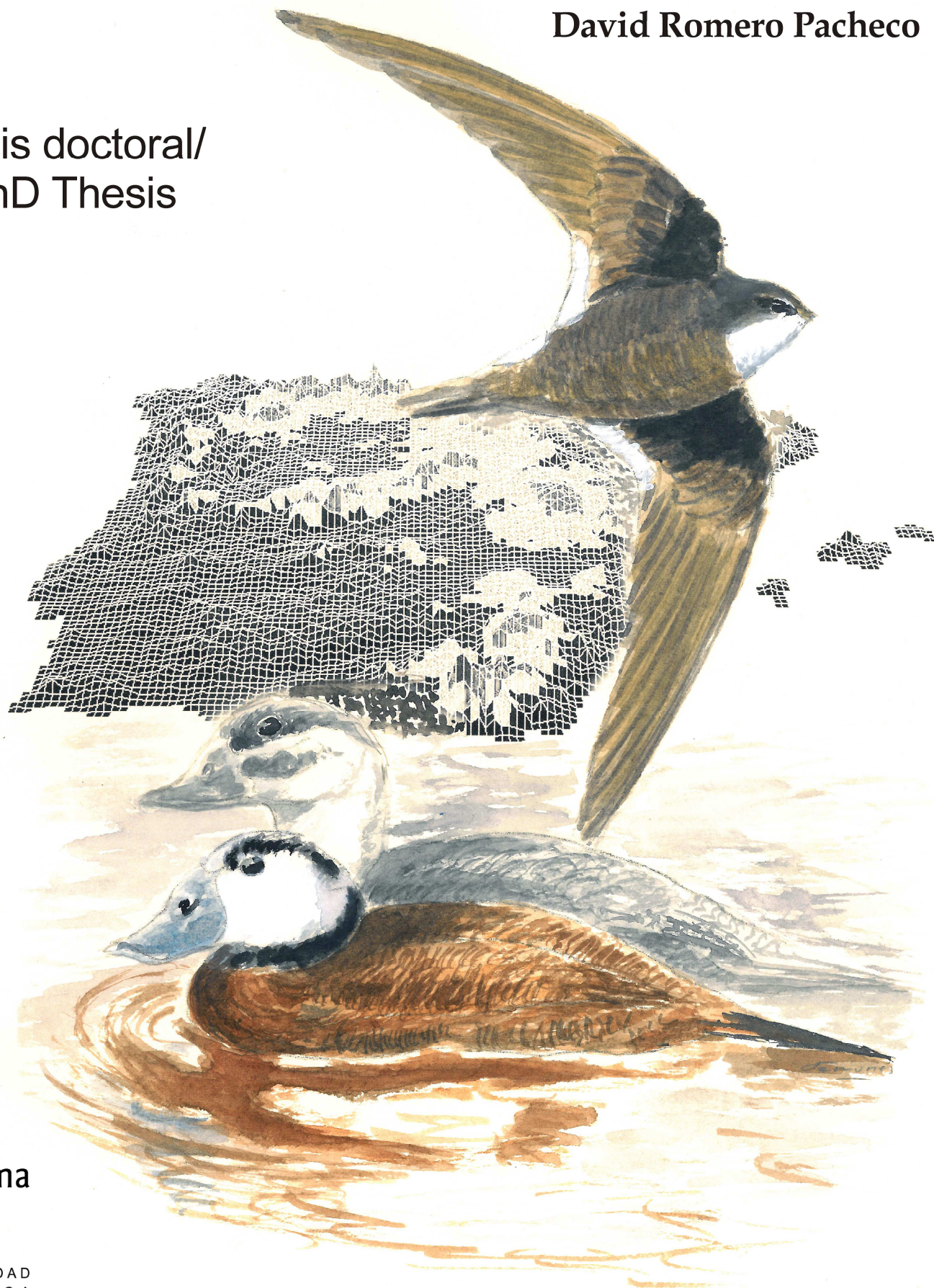


Efectos previsibles del cambio climático en la distribución de los vertebrados amenazados de España peninsular

Potential effects of climate change on the distribution of threatened vertebrate species in mainland Spain

David Romero Pacheco

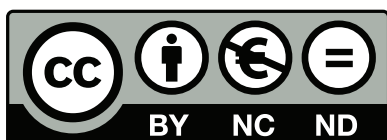
Tesis doctoral/
PhD Thesis



UNIVERSIDAD
DE MÁLAGA

AUTOR: David Romero Pacheco

EDITA: Publicaciones y Divulgación Científica. Universidad de Málaga



Esta obra está sujeta a una licencia Creative Commons:

Reconocimiento - No comercial - SinObraDerivada (cc-by-nc-nd):

[Http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/3.0/es](http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/3.0/es)

Cualquier parte de esta obra se puede reproducir sin autorización
pero con el reconocimiento y atribución de los autores.

No se puede hacer uso comercial de la obra y no se puede alterar, transformar o hacer
obras derivadas.

Esta Tesis Doctoral está depositada en el Repositorio Institucional de la Universidad de
Málaga (RIUMA): riuma.uma.es

TESIS DOCTORAL

**Efectos previsibles del cambio climático en la distribución de los
vertebrados amenazados de España peninsular.**

PhD Thesis

Potential effects of climate change on the distribution of threatened
vertebrate species in mainland Spain.

por/by David Romero Pacheco

dirigida por/supervised by Prof. Dr. Raimundo Real Giménez

& Dr. Jesús Olivero Anarte

DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA ANIMAL

FACULTAD DE CIENCIAS

UNIVERSIDAD DE MÁLAGA



Raimundo Real Giménez, Catedrático de Zoología y perteneciente al Departamento de Biología Animal de la Universidad de Málaga, y Jesús Olivero Anarte, Doctor en Biología y colaborador investigador del Departamento de Biología Animal de la Universidad de Málaga, acreditan que,

David Romero Pacheco, Licenciado en Biología, ha realizado, en el Departamento de Biología Animal de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Málaga, las investigaciones contenidas en la presente memoria de Tesis Doctoral, titulada: **Efectos previsibles del cambio climático en la distribución de los vertebrados amenazados de España peninsular.**

Como directores de la tesis, consideramos que la presente memoria reúne todos los requisitos para ser sometida a juicio de la Comisión correspondiente, por lo que autorizamos su exposición y defensa pública para la obtención del Grado de Doctor en Biología con la mención de Doctor Internacional.

Y para que así conste, en cumplimiento de las disposiciones vigentes, firmamos la presente acreditación en Málaga, a 20 de octubre de 2014.

Prof. Dr. Raimundo Real Giménez

Dr. Jesús Olivero Anarte



Memoria presentada
para optar al grado de
Doctor en Biología

Visado en Málaga
Octubre de 2014

El Licenciado

El Director

El Director

Fdo.: Don. David Romero
Pacheco

Fdo.: Prof. Dr. Raimundo
Real Giménez

Fdo.: Dr. Jesús Olivero
Anarte

Cita recomendada para esta tesis doctoral:

Romero, D. 2014. Efectos previsibles del cambio climático en la distribución de los vertebrados amenazados de España peninsular. Tesis doctoral. Universidad de Málaga, Málaga, España.

This thesis should be cited as:

Romero, D. 2014. Potential effects of climate change on the distribution of threatened vertebrate species in mainland Spain. PhD thesis. University of Malaga, Spain.

Dibujos de portada, contraportada e inicios de capítulos / Covers and early chapters

drawing: Luis Terrones

Diseño de portada y contraportada / Covers design: David Romero

Fotografías de / Photographs by: Macarena Romero y David Romero

Memoria presentada para optar al grado de Doctor en Ciencias Biológicas, con Mención
Internacional

*Dissertation to fulfill the requirements for the degree of Doctor in Sciences, with
International Mention*

Defensa pública el 17 de Diciembre de 2014 a las 11:00 h, en el Salón de Grado de la
Facultad de Ciencias de la Universidad de Málaga.

*To be publicly defended on Wednesday 17 December, 2014 at 11:00 hrs, in the
auditorium of the Faculty of Science, University of Malaga*

Director/Promotor:

Prof. Dr. Raimundo Real Giménez, Universidad de Málaga

Dr. Jesús Olivero Anarte, Universidad de Málaga

Miembros del Tribunal/Examining Comitee:

Prof. Dr. Juan Mario Vargas Yáñez. Universidad de Málaga. Presidente.

Prof. Dr. Luis Javier Palomo Muñoz. Universidad de Málaga. Secretario.

Prof. Dr. Jorge Miguel Lobo. Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC).

Prof. Dr. John Emmanuel Fa. Imperial College London (Reino Unido).

Dr. Pelayo Acevedo Lavandera. Instituto de Investigación en Recursos Cinegéticos.

Dr. Miguel Ángel Farfán Aguilar. Investigador colaborador Universidad de Málaga.

Dra. Ana Marcia Barbosa. Universidad de Évora (CIBIO). Portugal

Informes de expertos externos / Reports from external experts:

Dra. Alba Estrada Acedo. Universidad de Évora. Proyecto European Conservation for the 21st Century (EC21C). Portugal.

Dr. Enrique García Muñoz. Universidad de Aveiro. Fundação para a Ciência e a Tecnologia. Portugal.

Esta es la tesis doctoral nº **17** que produce el Grupo de Investigación “Biogeografía, Diversidad y Conservación” (Código RNM-262), del Departamento de Biología Animal de la Universidad de Málaga, dirigido por el Prof. Juan Mario Vargas Yáñez.

This is the thesis number **17** produced by the Research Group “Biogeography, Diversity and Conservation” (Code RNM-262), Department of Animal Biology, University of Málaga, headed by Professor Dr. Juan Mario Vargas Yáñez.



A mis amigos y familiares,

Y, a vosotros,



Fotografía: Macarena Romero

Índice General /Table of contents

Motivación y agradecimientos	5
0. Resumen general.....	10
0.1 Resumen general.....	11
0.2 General summary	19
1. Introducción general	25
1.1 Las primeras ideas sobre la conservación de la naturaleza.....	26
1.2 Efecto de la actividad humana sobre el clima.....	28
1.3 Primeras evidencias de un cambio climático	29
1.4 Efectos del cambio climático sobre la biodiversidad.....	32
1.5 Biogeografía de la Conservación. Modelos de distribución.....	34
1.6 Las especies amenazadas	36
1.7 Las especies amenazadas en España.....	37
1.8 La incertidumbre en los modelos de distribución	39
1.9 Objetivos.....	41
1.10 Referencias bibliográficas	52
2. Material y métodos generales	53
2.1 Material y métodos	54
2.1.1 Área de estudio y unidades territoriales.....	55
2.1.2 Especies.....	57
2.1.3 Variables ambientales	65
2.1.3.1 Variables espaciales.....	65
2.1.3.2 Variables topográficas	65
2.1.3.3 Variables climáticas.....	66
2.1.3.4 Variables de uso y cobertura del suelo, y otros descriptores de la influencia humana.....	69
2.1.3.5 Variables bioclimáticas	70
2.1.3.5.1 Temperatura mínima absoluta (T_{\min}).....	70
2.1.3.5.2 Índice de continentalidad (IC)	71
2.1.3.5.3 Temperaturas positivas (Tp0 y Tp5)	71
2.1.3.5.4 Precipitaciones positivas (Pp0 y Pp5)	72
2.1.3.5.5 Índice ombrotérmico anual (Io).....	72
2.1.3.5.6 Días de crecimiento (GDD).....	73
2.1.4 Modelación espacial a través de la función de favorabilidad	73

2.1.5 El control del error de tipo I.....	76
2.1.6 Modelos basados en la regresión por pasos.....	77
2.1.7 Criterios de evaluación de los modelos	77
2.2 Referencias bibliográficas.....	80
3. Non-climatic factors that affect threatened species: land-cover variables in distribution models. <i>Summary</i>	85
4. Non-climatic factors that affect threatened species: the invasion of an alien species. <i>Summary</i>	87
5. Combination of climate and no-climate factors in distribution models	89
5.1 Introduction	91
5.2 Methods	92
5.2.1 Species and study area	92
5.2.2 Predictor factors	94
5.2.3 Distribution models and factor integration.....	97
5.2.4 Comparative assessment	99
5.3 Results.....	99
5.4 Discussion	105
5.5 References.....	109
6. Partition of variation to analyze the explanatory capacity of climatic and non-climatic factors in distribution model in climate change scenarios. <i>Summary</i>	115
7. Taxonomic uncertainty in distribution models. The case of the newts —genus <i>Triturus</i> — in Spain. <i>Summary</i>	117
8. Uncertainty in distribution models of threatened vertebrate species in mainland Spain in climate change scenarios	119
8.1 Introducción.....	121
8.2 Material y métodos	122
8.2.1 Especies y área de estudio	122
8.2.2 Factores predictores	124
8.2.3 Modelos de distribución	125
8.2.4 Proyección al futuro de los modelos de distribución, y fuentes de ambigüedad consideradas en los pronósticos.....	126
8.2.5 Favorabilidad consensuada	128
8.2.6 Evaluación de la incertidumbre	129

8.2.7 Pronósticos sobre la diversidad de especies amenazadas frente al cambio climático.....	130
8.3 Resultados	130
8.3.1 Partición de la variación: Clima vs. No clima.....	130
8.3.2 Factores y variables en los modelos	131
8.3.3 El comportamiento de la favorabilidad ambiental en los pronósticos.....	132
8.3.4 La incertidumbre en los modelos	133
8.4 Discusión.....	133
8.4.1 Implicación de los distintos factores en los modelos de los vertebrados amenazados	133
8.4.2 Efecto del cambio climático sobre los vertebrados amenazados.....	134
8.4.3 Grado de incertidumbre en los modelos.....	135
8.4.4 Zonas más vulnerables al cambio climático	137
8.5. Referencias bibliográficas.....	139
9. Discusión general	146
9.1 Discusión general	147
9.2 Referencias	154
10. Conclusiones.....	156
10.1 Conclusiones.....	157
10.2 Conclusions	160
Apéndices.....	163
Apéndice 1. Valor y signo del coeficiente β de las variables que han entrado en los modelos	164
Apéndice 2. Peso relativo para cada una de las variables que han entrado en los modelos según el test de Wald.....	186
Apéndice 3. Partición de la variación y predicciones. Modelos de favorabilidad consensuada y distribución de la incertidumbre	209
Apéndice 4. Favorabilidad acumulada para las predicciones. Índice de diversidad según los modelos de favorabilidad consensuada e incertidumbre acumulada.....	293
11. Producción científica	297
12. Breve curriculum vitae.....	300

Toda historia tiene un comienzo...

Si miro atrás en el tiempo, algunos años o incluso algunas décadas, dos al menos, veo a un niño de unos diez años con un cazamariposas persiguiendo algún “bichejo” al que dar caza. Algunos años menos, observo a un chaval de unos trece años rodeado de las aguas más o menos cristalinas de un arroyo: “La Garganta de Diego Díaz”. Un pequeño afluente del río Guadiaro que, a su paso por San Pablo de Buceite (Cádiz), ofrece un bonito escenario de juegos al aire libre. Los contemplo, a ese chiquillo y a sus amigos, sus cabezas y el cielo hacia abajo y sus siluetas algo desfiguradas sobre la superficie; un mero reflejo, una imagen especular sometida a los movimientos ondulatorios del agua, algo turbia y cambiante debido a una tenue pero continua corriente. Se encuentran inmersos en sus aguas y, aunque ésta sólo les llega al tobillo, la notan fría y agradable. La vegetación de ribera les rodea: hay carrizos, una bonita y majestuosa arboleda de fresnos y algún que otro chopo blanco. El conjunto del follaje obstaculiza la llegada directa de los rayos del sol, ocultando bajo sus copas un entorno fresco y encantador. Los jóvenes, guiados por la curiosidad, se adentran a través de un pasadizo verde y húmedo que moja y ensucia sus ropas. Siguen alejándose del puente por el que accedieron a su cauce, de la proximidad de otros hombres, internándose cada vez más en una naturaleza salvaje. Se mueven ansiosos por capturar alguna rana, tortuga, “bicha” —como se conoce a las serpientes en el pueblo—, cangrejo de río o cualquier otro animal que convertir en su nueva mascota, al menos durante un rato, o hasta que las madres, asustadizas y horrorizadas, les obligue a liberar a esas “horripilantes y peligrosas criaturas”. Durante esos años recuerdo que sus padres, sus abuelos, algunos de sus tíos, y sus innumerables maestros, le inculcaron, con palabras y juegos, a través de historias, curiosidades y anécdotas, grandes y preciados conocimientos sobre el mundo rural y natural que le rodeaba.

Bastantes años menos atrás, lo veo, tras recibir infinidad de conocimientos a través de distintos profesores —recordando algunos con especial afecto: Rosalía, Don Vicente, Andrés, Ignacio...—, iniciar su vocación y adentrarse en el descubrimiento de los entramados de la vida, matriculándose en la Licenciatura de Biología, en la Universidad de Málaga. Más tarde, como si no hubiera sido suficiente osadía, continúa,

guiado aún por la química rebelde de la juventud, aventurándose en la odisea de un Doctorado en Ciencias, concretamente en Biología.

Ahora lo veo aquí, en el departamento de Biología Animal de la Universidad de Málaga, en el grupo de Biogeografía, Diversidad y Conservación, a ese chaval, “algo más crecido”, pero tratando con esas mismas especies, además de otras; buscándolas y persiguiéndolas a veces, otras, la mayoría, investigando las causas ambientales que determinan sus distribuciones actuales así como los factores que la explican, para así indagar sobre el efecto que el cambio climático pueda tener sobre ellas. Lo veo ensalzando en interesantes y transcendentales discusiones con su codirector Raimundo; resolviendo infinidad de cuestiones técnicas con su compañera Ana Luz; inmerso en reflexiones y discusiones sobre los resultados con su codirector Jesús. Lo he visto en congresos de investigación —Valencia; Ávila; San Sebastián; Oseja de Sajambre (León); Huelva; Málaga; Bilbao; Sevilla; Grecia; Glasgow (Escocia) y Murcia— divulgando, a pesar de su timidez, los avances de sus investigaciones; surcando las aguas del río Orinoco junto a sus compañeros del grupo de investigación (Alba, Ana Luz, Carolina, Farfán, Jesús, Pelayo y Raimundo), además de otros integrantes (Lobo, José Manuel y Juan Carlos) con la finalidad de unificar la ciencia y el conocimiento tradicional de los pueblos indígenas y contribuir juntos a la conservación de la selva amazónica. Lo he visto durante días, semanas, meses y años, muchos, rodeado de estupendos compañeros (Raimundo, Mario, Javivi, Mamen, Valentín, Ana Carmen, Carmela, Enrique, Sergio, Mevi, Eugenia, Alba, Analuz, Carolina, Farfán, Jesús Olivero, José Carlos Báez, José Carlos Guerrero, Paco, Marcia, Agustín Castro, Pelayo, Alberto, Antonio Román, Jesús Duarte, Silvia, Lucrecia, Lydia, María, John, Ángel, Pablo, Javier, Alejandro, Cristina, Agustina...) con los que ha crecido, también en edad, y madurado tanto en lo profesional como en lo personal.

Ahora me veo en el presente, reflexionando sobre mi carrera; recordando con cierto anhelo su comienzo, recapacitando sobre su posible y complicada continuidad en el futuro. Me encuentro, durante horas, ante las pantallas de mi ordenador, tecleando cada una de estas letras con la finalidad de conformar palabras que, alternadas entre espacios de silencio, queden estructuradas en frases y éstas a su vez en párrafos que en conjunto doten de sentido a esta memoria sobre mi tesis doctoral; y conseguir así transmitir el conocimiento de su contenido, desde sus orígenes hasta su... posible final.

Y, nada de todo esto hubiera sido posible sin la infinidad de personas e instituciones a las que les debo mi más sincero agradecimiento.

Para mantener el orden en el que mis pasos han encontrado el apoyo y el conocimiento necesarios para llevar a cabo la presente tesis doctoral, debo empezar dando las gracias a mi familia. Agradezco a mis padres el inicio de mis pasos: especialmente a mi madre por la curiosidad que recorre su interior y que desde pequeño supo inculcarme; a mi padre por el apoyo moral y sustento durante mis estudios; a mi hermana por su reconocimiento y admiración hacia lo que hacia y, recientemente, por incluir en mi vida a Clara. A mis abuelos por su vidas, gracias a la cuales yo heredé la mía: a mi abuela Frasquita por su sencillez y humildad; a mi abuelo José por su imagen en la memoria de mi niñez; a mi abuela Ana por hablarme de sus lecturas y contarme sus miedos hacia la fauna rural que, lejos de asustarme, consiguieron atraerme más hacia su misterio; a mi abuelo Pedro por sus excursiones a los cortijos del pueblo y alrededores en busca de ramas de olivo o de palmito, de historias y de anhelos, de recuerdos y vivencias, en los que además, disfrutábamos de la naturaleza que nos rodeaba. A mi tío Cristóbal por sembrar en un niño parte de una semilla que ha empezado a germinar. A mis primos y amigos, o ambas cosas a la vez, por crecer conmigo y compartir cientos de horas de juegos y vivencias que de alguna forma están embebidas en esta memoria. Especialmente a Luis Alberto, por formar parte de las historias, las películas, los libros y las salidas al campo que propiciaron parte del inicio de todo esto.

Una vez en la Universidad de Málaga tengo que agradecer especialmente a Raimundo, el director de la presente tesis doctoral, por haberme dado la oportunidad de formar parte de su grupo cuando, hace más de diez años, le pregunté si podría trabajar con los tritones en su grupo, y, tras una pausa reflexiva, él respondió: sí. A Alba, Marcia y Agustín Castro por guiarme en los primeros pasos, a Ana Luz por ofrecerse siempre con generosidad y paciencia a resolver infinidad de cuestiones técnicas y humanas, a Jesús Olivero por ejercer con entusiasmo su labor de dirección, y también de amigo, de la presente tesis, y de su autor. A la infinidad de compañeros que han pasado por el departamento, empezando por el *Alcornocal* y el *Pinsapar*: Alba, Ana Luz, Carolina, Manu, Diego, José Miguel, Patricia, Miguel Ángel, Jesús Olivero, José Carlos Báez, José Carlos Guerrero, Noemí, Paco Ferri, Marcia, Agustín Castro, Pelayo, Alberto,

Antonio Román, Irene, Jesús Duarte, Silvia, Puerto, Lucrecia, Lydia, Wioleta, Paki, David García, María, John, Maribel por la compañía y el apoyo compartido. Especialmente a Carolina con la que tantas horas he compartido, espalda con espalda, tecleando y tecleando, y por saber escucharme cuando me hacía falta levantar la cabeza y olvidarme. A los compañeros *Invertebrados*: Ángel, Javi, Pablo, y recientemente Vegoña, y *Cardiólogos*: Mamen, Alejandro, Cristina, Agustina, por su compañía durante las comidas y las charlas espontáneas, a Mamen además por su apoyo en la edición final y sobre todo por sus miedos compartidos en los momentos más difíciles.

A Juan Mario Vargas, Luis Javier Palomo, Valentín Sans, Ana Carmen Durán, Amelia Victoria de Andrés, Carmen Salas, Agustín Antúnez, Enrique García, Serge Gofas, Ramón Muñoz-Chápuli, José María Pérez-Pomares, Borja Fernández, Eugenia Manjón por la formación que me inculcaron durante los años de carrera y posteriormente, por resolver consultas o dudas sobre aspectos biológicos y sobre todo, por formar parte de las tertulias, fiestas y cafés. Especialmente a Juan Mario Vargas y Luis Javier Palomo por formar parte además de estupendas charlas y quedadas extraoficiales.

La mayoría del trabajo se ha desarrollado en las instalaciones de la Universidad de Málaga, concretamente en la Facultad de Ciencias, en el departamento de Biología Animal, en el grupo de Biogeografía, Diversidad y Conservación. Sin embargo, una parte importante se realizó durante una estancia de dos meses en la Estación Biológica de Doñana (CSIC), en Sevilla y Huelva, en la que quiero agradecer a Carmen Díaz Paniagua e Iván Gómez-Mestre por acogerme en su grupo y supervisar mi trabajo, así como a todos y cada uno de los integrantes del Palacio, cuya humanidad y simpatía hicieron que los momentos de descanso fueran entrañables. Y, durante una estancia de tres meses en el Centro de Investigação em Biodiversidade e Recursos Genéticos (CIBIO) de la Universidad de Oporto, en Portugal. Quiero expresar mi agradecimiento a José Carlos Brito y a su equipo por acogerme, especialmente a José Carlos por sus ideas y discusiones enriqueciendo el contenido de la tesis. A Miguel Ángel Carretero y a su equipo, también a Guillermo, Senda, Paco y Diana, por acogerme con simpatía y aprecio en las horas extraoficiales, y, especialmente a Enrique y Xavier por compartir también la estancia en Vila do Conde —Oporto—, y su rica gastronomía.

A Luis Terrones por las ilustraciones cedidas con amabilidad y entusiasmo, y a Macarena Romero, amiga y hermana, por su labor en las fotografías que, junto con las ilustraciones, sin duda han enriquecido notablemente el contenido de la tesis.

El trabajo ha sido financiado en parte por una beca FPU concedida por el Ministerio de Educación: AP2007-03633. Parte del trabajo ha sido financiado por el proyecto CGL2009-11316 del Ministerio de Ciencia e Innovación, España, y fondos FEDER. En cuanto a las contribuciones más específicas tengo que agradecer: a la Agencia Estatal de Meteorología por la cesión de los datos climáticos; a Pelayo por los comentarios en versiones iniciales del trabajo publicado en el capítulo 7; a Miguel Tejedo por los datos de presencia/ausencia de *Salamandra salamandra* en Andalucía usados para el desarrollo del capítulo 4; a J. Castillo por ayudar en los muestreos gracias a los cuales pudo desarrollarse el capítulo 5, y a sus comentarios sobre las versiones previas del trabajo publicado; a Andrex Paterson por la corrección de estilo en dicho capítulo 5; a Simon Coxon y Luisa Fernández por la revisión del Inglés de los manuscritos surgidos de cada uno de los capítulos; a todos los autores de los trabajos publicados por el tiempo y entusiasmo dedicado.

Finalmente agradecer a los miembros del tribunal de la presente tesis doctoral por el valioso tiempo dedicado a la misma, así como por su desplazamiento a Málaga, y a los evaluadores externos, por su labor desinteresada en la revisión.

Y, el verdadero final debo agradeceréte a ti, Lucía, por convertir el recuerdo de los últimos años de carrera en algo mágico y perpetuo y, tras ellos, especialmente por aguantar con paciencia, aunque a veces, y no pocas, siendo esta realmente desafiada, los años de lecturas, redacción, análisis, estancias, nuevas lecturas, redacciones y análisis, congresos, horas a deshoras en el departamento... por todo ello, pero sobre todo por tu existencia.

Capítulo 0

Resumen general

“Desde mi época de profesor sé que hay que contar todo al menos dos veces, y así dejar abierta la probabilidad de que surja orden en lo que parece caos” Cees Nooteboom. La historia siguiente.



Pelobates cultripes.o sapo de espuelas en Málaga (2014).
Fotografía: David Romero

0.1 Resumen general

La gran cantidad de información ambiental actualmente disponible ha permitido que la modelación de la distribución de las especies constituya una herramienta de gran utilidad para la gestión de la biodiversidad. Los modelos son utilizados cada vez con mayor frecuencia para identificar los factores ambientales que determinan la distribución de las especies (modelos explicativos), para definir las áreas más adecuadas para la protección de una especie (modelos descriptivos) o para su reintroducción, para predecir hábitats adecuados en áreas poco muestreadas, y más recientemente, para obtener predicciones sobre el efecto que un cambio climático podría tener sobre la distribución de las especies (modelos predictivos).

Esta tesis doctoral se compone de 10 capítulos que tratan distintos aspectos de la modelación de la distribución de las especies. En dichos capítulos se han realizado trabajos de investigación con un fuerte componente metodológico, en los cuáles se ha investigado sobre conceptos que, actualmente, están en discusión en el ámbito científico de la biogeografía y la conservación. Se ha desarrollado una metodología encaminada a mejorar varios aspectos de la modelación de distribuciones: el formato en el que las variables se pueden incorporar en los modelos; la manera de integrar modelos basados en diferentes tipos de información ambiental; la forma de combinar la contribución del clima con la de otros factores en las predicciones de cambio climático; y el análisis de la magnitud y la distribución geográfica de la incertidumbre asociada a los modelos de carácter predictivo. Así mismo, utilizando la modelación espacial de distribuciones, se han investigado aspectos de la biología de las especies de vertebrados amenazados de España, de utilidad para su conservación: el efecto que especies invasoras pueden tener sobre la distribución de especies amenazadas; y la predicción de modificaciones en las distribuciones y en la diversidad, a la luz de diferentes escenarios de cambio climático previstos para el siglo XXI.

En el **capítulo 1** de la presente tesis doctoral se introducen las primeras ideas sobre la conservación de la naturaleza, así como las primeras evidencias que apuntaron a un cambio en las condiciones climáticas, y como éste cambio afecta a los seres vivos. Así, se comentan distintos hechos registrados por algunos autores sobre modificaciones en la distribución, estructura y función de los ecosistemas, o cambios en el

comportamiento de la flora y la fauna que apuntan a los recientes cambios en el clima. En dicho contexto se introduce a las especies amenazadas como uno de los grupos vulnerables al cambio climático. Se introduce la heterogeneidad climática y topográfica del área de estudio, España peninsular, en la que se han enmarcado los distintos análisis de la presente tesis doctoral. Finalmente, se cita las actuales herramientas estadísticas y geográficas utilizadas en biogeografía para analizar la distribución de los seres vivos en el espacio. Se trata la modelación espacial como una herramienta esencial para estudiar los patrones que condicionan la distribución de las especies en la disciplina de la biogeografía de la conservación. La presente tesis doctoral utiliza los modelos de distribución como herramienta de análisis del efecto de un cambio climático sobre la distribución de las especies, con la finalidad de aportar información para su gestión y conservación.

En el **capítulo 2** se profundiza en los aspectos metodológicos que son comunes a los distintos capítulos de esta tesis doctoral. En primer lugar se describe el área de estudio, las especies y las variables utilizadas en la construcción de los modelos. A continuación se detalla la metodología de modelación aplicada, el procedimiento de selección y control de las variables que resultarán significativas en los modelos, así como los criterios de evaluación utilizados a posteriori para valorar la capacidad de clasificación, discriminación y parsimonia de los modelos resultantes.

En el **capítulo 3** se analizan distintas formas de incorporar la información ambiental sobre el uso y la cobertura del suelo en los modelos de distribución de las especies. Las variables de uso de suelo se han añadido a los modelos en tres formatos diferentes: superficie de cada clase de uso de suelo en cada unidad territorial, presencia/ausencia de cada clase de uso de suelo, y distancia desde cualquier punto del área de estudio a cada clase de uso. Se han realizado modelos que utilizan un único formato, y también un modelo que los combina. Concretamente, se ha evaluado si las diferentes aproximaciones conducen a diferentes interpretaciones ecológicas cuando los modelos son aplicados al análisis de la distribución de una subespecie amenazada del sur de la Península Ibérica, la salamandra longirostris (*Salamandra salamandra longirostris*) —recientemente considerada como especie, salamandra penibética (*S. longirostris*)—, con propósitos de conservación. Los modelos se han fundamentado en 28 variables de uso de suelo y en otras 42 variables ambientales.

Todos los modelos han obtenido valores aceptables de los criterios de evaluación analizados (capacidad de discriminación, precisión en la clasificación y parsimonia). Sin embargo, los mejores valores de los criterios de evaluación se han dado en el modelo al que se permitió incluir una combinación de los tres tipos de las variables de uso de suelo. Finalmente, si se precisara la elección de uno de los tipos de éstas variables, la mayoría de los parámetros de evaluación han puesto de manifiesto un mejor rendimiento en los modelos que usaron la superficie de cada clase de uso de suelo. En cuanto a la interpretación ecológica, el modelo que ha combinado los tres tipos de las variables de uso de suelo ha mostrado que la fragmentación de los bosques de quercíneas por cultivos herbáceos y pastos tiene efectos negativos sobre la distribución de *S. longirostris*. Esta información ha sido sugerida sólo de forma parcial por los modelos que han considerado un único tipo de variable de uso.

En el **capítulo 4** se ha estudiado otro factor no climático que podría afectar a la distribución de las especies: la invasión de una especie exótica. Concretamente, se ha evaluado la vulnerabilidad de una especie nativa y amenazada, el galápago leproso (*Mauremys leprosa*), a la invasión del galápago de Florida (*Trachemys scripta*). En primer lugar se ha generado un modelo de favorabilidad eco-geográfica para el galápago leproso. A continuación se ha elaborado un modelo de favorabilidad del proceso de invasión a partir de las presencias/ausencias del galápago de Florida en el área de distribución del galápago leproso. Se ha obtenido, además, un modelo de favorabilidad sin ecológico para el galápago de Florida usando la favorabilidad eco-geográfica del galápago leproso como única variable predictiva.

Se ha comprobado que, cuando la favorabilidad para el galápago mediterráneo ha sido alta, la favorabilidad para el galápago de Florida ha resultado baja, lo cual sugiere que, en dichas áreas, el galápago leproso resiste el proceso de invasión del galápago de Florida. Por otro lado, se ha calculado el solapamiento entre las favorabilidades para las dos especies. Las cuadrículas con bajo solapamiento han tenido altos valores de favorabilidad para el galápago leproso y, consecuentemente, zonas menos problemáticas con vistas a la conservación de la especie. Unas pocas cuadrículas han tenido valores altos de favorabilidad para ambas especies, siendo zonas potenciales para la coexistencia. Las cuadrículas con valores intermedios de solapamiento han mostrado valores intermedios de favorabilidad para ambas especies. Se ha interpretado

que dichas cuadrículas representan las áreas en las que el galápago leproso podría ser más vulnerable al proceso de invasión. Finalmente, a partir del solapamiento de la favorabilidad se ha generado un mapa de vulnerabilidad para el galápago leproso frente a la invasión del galápago de Florida. Dicho mapa podría ser esencial para la gestión y control de la especie invasora, y por tanto para la conservación de la especie autóctona.

En el **capítulo 5** se ha investigado distintas aproximaciones para integrar información sobre distintos factores ambientales mediante la combinación de modelos de distribución fundamentados en los distintos factores. El proceso de combinación de modelos debe ser capaz de incorporar la información complementaria de los diferentes modelos, al tiempo que evite las redundancias. Se han modelado 19 especies de vertebrados amenazados en España, y se han generado modelos según tres factores explicativos por separado: espacial, topográfico-climático, y basado en la influencia humana. Se han evaluado cinco aproximaciones para combinar modelos actualmente utilizadas de manera frecuente en modelación: la inferencia Bayesiana, el peso relativo de Akaike, el proceso de selección de variables por pasos, el proceso de actualización o updating, y la lógica difusa. Se han comparado los resultados de dichas aproximaciones a partir de varios índices de clasificación y de discriminación. Se ha demostrado que hay disparidad en el resultado de los modelos cuando se usan las distintas aproximaciones en la combinación de los modelos parciales. La integración Bayesiana ha sobreestimado el efecto de la prevalencia de las especies, debido a un error en las ecuaciones habitualmente utilizadas. El promedio según el peso de Akaike ha fallado al combinar los modelos, ya que ha producido modelos basados, de manera desproporcionada, en el factor parcial con los mejores valores del criterio de información de Akaike. Las aproximaciones que permiten la recalibración de los factores, que son el procedimiento por pasos y la actualización, han resultado muy similares en su rendimiento. Ambas han proporcionado los valores más altos de sensibilidad y de capacidad de discriminación. El enfoque basado en la lógica difusa ha producido los modelos con la mayor capacidad de clasificación de acuerdo al índice Kappa. Consecuentemente, i) la aproximación Bayesiana, con la ecuación integrada utilizada, y el peso relativo de Akaike, deberían ser evitados; ii) la actualización y el método por pasos pueden ser considerados pequeñas variantes de un mismo enfoque de recalibración, siendo el método por pasos un método más parsimonioso; iii) hay una compensación entre los enfoques de recalibración, con mayor sensibilidad, y la lógica

difusa, con mayor capacidad de clasificación global. Los procesos de recalibración han resultado mejores cuando puede tener lugar una compensación entre las variables o factores, de lo contrario, es decir, cuando los factores explicativos considerados tengan carácter limitante sobre la distribución de la especie analizada, es mejor método la lógica difusa.

En el **capítulo 6** se ha determinado, en un contexto de cambio climático, el peso relativo del clima frente a otros factores ambientales en los modelos de distribución de las especies. El clima, a pesar de ser uno de los principales conductores de la distribución de las especies, tiende a co-variar con otros factores ambientales, pudiendo verse su efecto inflado u oscurecido por otros factores correlacionados. Se han obtenido modelos de favorabilidad para cuatro especies de montaña: el sapo partero bético (*Alytes dickhilleni*), la víbora hocicuda (*Vipera latasti*), el águila azor perdicera (*Aquila fasciata*) y la cabra montés (*Capra pyrenaica*) como casos de estudio. A partir de los modelos de distribución, se ha utilizado la partición de la variación para evaluar la contribución relativa del clima en sus pronósticos de favorabilidad. Se ha determinado así el efecto aparente, tanto del clima como de los factores no climáticos; se denomina así a la fracción del modelo cuya explicación es atribuible a un factor, independientemente de si puede ser también, total o parcialmente, atribuible a otro. Se ha determinado también el efecto puro del clima (es decir, aquel que es exclusivamente atribuible a éste factor), el efecto puro de los factores no climáticos, el efecto compartido por ambos, y finalmente, la proporción del efecto puro del clima en relación con su efecto aparente. Se han proyectado los modelos según los efectos puro y aparente del clima. Dichas proyecciones se han realizado, para cada especie, según dos modelos de circulación atmosférica (CGCM2 y ECHAM4) y dos escenarios de emisiones (A2 y B2). El resultado ha mostrado que el efecto aparente del clima puede verse inflado (sobrevalorado) u oscurecido (infravalorado) por los otros factores correlacionados, lo cual depende de la especie analizada. Así, para *A. dickhilleni*, el sumatorio de las áreas favorables pronosticadas según el efecto puro del clima ha diferido del obtenido según el efecto aparente del clima en alrededor de un 61%; para las otras tres especies, *V. latasti*, *A. fasciata* y *C. pyrenaica*, la diferencia promediada ha sido de aproximadamente un 20%. Se concluye que el efecto puro del clima sobre la distribución de las especies puede ser estimado sólo a través de la combinación del clima con los otros factores, y que la transferencia al futuro, tanto del efecto puro como

del aparente del clima, permite limitar las áreas de máxima y mínima favorabilidad para cada especie en cada escenario de cambio climático. Ello permite delimitar un rango de incertidumbre en torno a los resultados posibles en los modelos de pronóstico frente al cambio climático, donde la incertidumbre se debe a la medida en que no se sabe si el efecto aparente del clima está inflado u oscurecido por otros factores correlacionados.

En el **capítulo 7** se analizan las fuentes de incertidumbre que afectan a la obtención de pronósticos frente a escenarios de cambio climático, cuando las especies estudiadas poseen una taxonomía dudosa, o bien ésta ha sido revisada en tiempos recientes. Para ello se han investigado, como caso de estudio, los tritones ibéricos (*Triturus pygmaeus* y *T. marmoratus*), ya que hasta finales del siglo XX fueron tratados como una única especie. De esta manera, el área que ocupan los tritones y que se utiliza para la obtención de los modelos de favorabilidad en la Península Ibérica se trata en base a dos consideraciones taxonómicas: (1) considerando la distribución de las dos especies por separado; y (2) considerando la distribución de las dos especies juntas, como una única especie. Los modelos se han proyectado a tres periodos de tiempo entre 2011 y 2100 bajo un contexto de cambio climático, usando dos modelos de circulación atmosférica (CGCM2 y EHCHAM4) y dos escenarios de emisiones (A2 y B2). Se ha calculado la discrepancia entre los pronósticos debidas a las diferentes opciones taxonómicas consideradas, y su consistencia frente al mismo escenario climático.

El modelo basado en las dos especies juntas no ha sido capaz de distinguir los requerimientos ambientales particulares de cada una de las dos especies por separado. Los valores de discrepancia entre opciones taxonómicas han aumentado en los pronósticos al avanzar en el tiempo. Una reducción en las áreas favorables para *T. pygmaeus*, y un desplazamiento hacia el noreste, es predicho sólo cuando esta especie ha sido analizada de forma separada. No obstante, la incertidumbre derivada de la ambigüedad en la taxonomía apenas ha afectado a las predicciones para *T. marmoratus*. Los resultados han mostrado, por tanto, diferencias cuantitativas y cualitativas en los pronósticos de distribución alternativos realizados para las especies de tritones. La incertidumbre en la taxonomía ha afectado, además, a otras fuentes de incertidumbre. Finalmente se recomienda considerar, al realizar predicciones y pronósticos sobre la distribución de las especies, la ambigüedad taxonómica en modelos para especies cuya

taxonomía es dudosa. Se han sugerido algunas pautas posibles a seguir, en caso de que sea necesario escoger una única opción taxonómica.

En el **capítulo 8** se ha analizado el efecto del cambio climático sobre la distribución de 40 especies de vertebrados amenazadas en España, así como las fuentes de incertidumbre asociadas a los modelos de predicción. Se ha hecho uso, para ello, de las aportaciones metodológicas de los capítulos anteriores. Se ha evaluado así la incertidumbre asociada a los modelos predictivos teniendo en cuenta cuatro fuentes de ambigüedad: (1) la existencia de diversos modelos de circulación atmosférica y oceánica, en los que se basan las predicciones de clima futuro; (2) distintos escenarios socio-económicos contemplados por los expertos para pronosticar cambios en el clima futuro; (3) la forma de evaluar el peso relativo del clima en los modelos predictivos, en los cuales puede aparecer combinado con otros factores; (4) y la ambigüedad existente sobre la taxonomía de algunas especies.

Las dos primeras fuentes de ambigüedad se han analizado considerando los modelos de circulación CGCM2 y ECHAM4, y los escenarios de emisiones A2 y B2. Para analizar la tercera fuente de ambigüedad se han realizado predicciones basadas en la fracción de los modelos que es exclusivamente explicada por el factor climático, y predicciones sustentadas en la fracción de los modelos potencialmente, aunque no exclusivamente, atribuible al clima. Para aquellas especies con incertidumbre de origen taxonómico, se han modelado las distintas opciones taxonómicas para considerar el rango de variación añadido por éstas. De este modo se han obtenido veinticuatro o cuarenta predicciones para las especies sujetas a revisión taxonómica, y ocho para cada una de las restantes.

Las diferencias entre los modelos predictivos, según las distintas fuentes de incertidumbre, se han analizado a partir de distintas operaciones de la lógica difusa — mínimo o intersección difusa, máximo o unión difusa y promedio difuso—, obteniéndose una *favorabilidad consensuada* para cada uno. Ello ha permitido identificar las áreas geográficas en las que ha tenido lugar la mayor convergencia entre modelos para cada especie. Así mismo, se han delimitado geográficamente las áreas en las que las predicciones están sometidas a mayor incertidumbre, aportando una medida del nivel de fiabilidad de las predicciones obtenidas en cada unidad territorial. Finalmente, calculando en cada cuadrícula del área de estudio la suma de las

predicciones para todas las especies consideradas, se ha obtenido la *favorabilidad acumulada*, un índice de diversidad basado en la lógica difusa. Así, la mayor favorabilidad acumulada en general ha sido localizada en la parte sur occidental de la península, desde donde disminuye hacia el noreste. Por otro lado, según el efecto aparente del clima, la favorabilidad acumulada aumenta en los pronósticos a lo largo del siglo XXI, en las zonas ya favorables en el presente, y se mantiene prácticamente constante, si se tiene en cuenta sólo su efecto puro. Finalmente, se han detectado las zonas de mayor incertidumbre en la predicción de la diversidad de especies amenazadas, y por tanto la distribución geográfica del grado de fiabilidad de los pronósticos. Esto localiza las áreas con mayor incertidumbre en la parte suroriental de la Península Ibérica. Por otro lado, la incertidumbre acumulada ha aumentado también considerablemente en el tiempo, resultando máxima hacia finales del siglo XXI.

En el **Capítulo 9** se discute de forma general los objetivos y conclusiones abordados en la tesis doctoral, integrando el sentido de su estructura y resaltando los principales logros, además de sugerir algunas líneas de actuación frente a las distintas cuestiones metodológicas evaluadas.

Finalmente, en el **Capítulo 10** se recogen las conclusiones más significativas obtenidas en los capítulos previos.

0.2 General summary

Mathematical species distribution modelling is consolidated as a very useful tool for biodiversity management thanks to the great amount of environmental information available nowadays. Distribution models are used with increasing frequency to identify environmental factors that determine species distributions (explanatory models); to define the most suitable areas for the protection of species (descriptive models) or for species reintroductions; to predict suitable habitats in poorly sampled areas; and more recently, for predictions about the effect climate change could have on species distributions (predictive models).

This doctoral thesis consists of ten chapters associated with different aspects of species distribution modelling. In these chapters, we research about different concepts that are currently under discussion by biogeographers and conservation researchers. Methodologies to improve several aspects of distributions modelling are developed: in which format variables can be entered on distribution models; how to integrate models based on different types of environmental information; how to combine climatic variables with other factors in climate change predictions; how to measure the magnitude and geographical distribution of the uncertainty associated to predictive models. Using distribution modelling, we also investigate the effect of invasive species on threatened species distribution, and predict changes in the distributions and diversity of threatened vertebrate species under different climate change scenarios.

In **chapter 1** we introduce the ancient ideas about nature conservation, as well as the first evidences that pointed to a climatic change and to how this change could affect living beings. We discuss several facts, recorded by different authors, on changes in the distribution, structure and function of ecosystems, and on changes in the flora and the fauna, pointing to recent changes in climate. In this context, we introduce threatened species as a vulnerable group to climate change. We also describe the climatic and topographical heterogeneity of our study area, mainland Spain. Finally, we cite the statistical and geographical tools currently used by biogeographers to analyze the distribution of living beings in space. We describe spatial modelling as a main tool in conservation biogeography, as a way to analyze the factors that determine species distributions. The research exposed in this doctoral thesis employs distribution models

to analyze how climate change could modify species distributions, in order to provide information for the management and the conservation of Nature.

In **chapter 2** we deepen on methodology aspects common to different chapters. First, we describe the study area, species and variables considered. Then, we detail the method used for distribution modelling, the procedure for variable selection in the models, and the assessment criteria employed for model evaluation, based on model abilities to classificate and discriminate and in model parsimony.

In **chapter 3** we analyze different ways to add environmental variables about land-cover in species distributions. Predictive models are frequently used to define the most suitable areas for species protection or reintroduction. Land-cover variables can be used in different ways for distribution modelling. The surface area of a set of land-cover classes is often used, each land-cover presence/absence or the distance to them from any point of the study area can be preferred; multiple types of land-cover variables may be combined to produce a single model. This paper assesses whether different approaches to using land-cover variables may lead to different ecological conclusions when interpreted for conservation by focusing on the distribution of the salamander *Salamandra salamandra longirostris*, an endangered amphibian subspecies in the south of the Iberian Peninsula —recently considered species (*S. longirostris*). Twenty-eight land-cover classes and another 42 environmental variables were used to construct four different models. Three models used a unique type of land-cover variable: either the presence of each class, the surface area of each class or the distance to each class, with all three variable types jointly entered in a fourth model. All models attained acceptable scores according to some criteria (discrimination, descriptive and predictive capacities, classification accuracy and parsimony); however most of the assessment parameters computed indicated a better performance of the models using either the surface area of land classes or the distance to them from every sampled square, compared to the model using class presences. The best scores were obtained with the fourth model, which combined different types of land-cover variables. This model suggested that oak forest fragmentation in favour of herbaceous crops and pastures may have negative effects on the distribution of *S. s. longirostris*. This was only partially suggested by the first three models, which considered a single type of land-cover variable, demonstrating the importance of considering a multi-variable analysis for conservation planning.

In **chapter 4** we study no climate factors that could affect about species distributions: encroachment of an exotic species. We assessed the vulnerability of the native Mediterranean pond-turtle to encroachment by the invasive red-eared slider in southern Spain. We first obtained an eco-geographical favourability model for the Mediterranean pond-turtle. We then modelled the presence/absence of the red-eared slider in the Mediterranean pond-turtle range and obtained an encroachment favourability model. We also obtained a favourability model for the red-eared slider using the eco-geographical favourability for the Mediterranean pond-turtle as a predictor. When favourability for the Mediterranean pond-turtle was high, favourability for the red-eared slider was low, suggesting that in these areas the Mediterranean pond-turtle may resist encroachment by the red-eared slider. We also calculated favourability overlap between the two species, which is their simultaneous favourability. Grids with low overlap had higher favourability values for the Mediterranean pond-turtle and, consequently, were of lesser conservation concern. A few grids had high values for both species, being potentially suitable for coexistence. Grids with intermediate overlap had similar intermediate favourability values for both species, and were therefore areas where the Mediterranean pond-turtle was more vulnerable to encroachment by the red-eared slider. We mapped the favourability overlap to provide a map of vulnerability of the Mediterranean pond-turtle to encroachment by the red-eared slider.

In **chapter 5** we research different approaches to combine different environmental factors. Distribution models should take into account the different factors that are simultaneously influencing species distributions. When species distribution models according to diverse explanatory factors are available, they can be combined into more comprehensive models. Combination procedures should be able to incorporate the complementary information of the different models while avoiding redundancy. Our objective is to compare different methods available for combining species distribution models. We modelled 19 threatened vertebrate species in mainland Spain, producing models according to three explanatory factors separately: spatial constraints, topo-climate, and human influence. We used five approaches for model combination: Bayesian inference, Akaike's weight averaging, stepwise variable selection, updating and fuzzy logic. We compared the performance of these approaches by assessing different aspects of their classification and discrimination capacity. We demonstrated that disparities in the model outputs arise when using different approaches

for model combination. The Bayesian integration systematically overestimated the effect of the prevalence of the species, due to an error in the customarily used equations. The Akaike's weight averaging failed to combine the models effectively, as it produced models disproportionately based on the best single factor. The updating and the stepwise approaches shared recalibration as the basic concept for model combination, and were very similar in their performance, showing the highest sensitivity and discrimination capacity. The fuzzy-logic approach yielded models with the highest classification capacity according to Cohen's kappa. Consequently, (1) Bayesian, with the currently used equation, and Akaike's weight procedures should be avoided; (2) the updating and stepwise approaches can be considered small variants of the same recalibrating approach; (3) there is a trade-off between this recalibrating approach, with highest sensitivity, and fuzzy logic, with highest overall classification capacity; recalibration is better if compensation between variables or factors should be allowed, otherwise fuzzy logic is better.

In **chapter 6** we determine, in a climate change context, relative importance of climate against other environmental factors in species distribution models. Climate is one of the main drivers of species distribution. However, as different environmental factors tend to co-vary, the effect of climate cannot be taken at face value, as it may be either inflated or obscured by other correlated factors. We used the favourability models of four species (*Alytes dickhilleni*, *Vipera latasti*, *Aquila fasciata* and *Capra pyrenaica*) inhabiting Spanish mountains as case studies to evaluate the relative contribution of climate in their forecasted favourability by using variation partitioning and weighting the effect of climate in relation to non-climatic factors. By calculating the pure effect of the climatic factor, the pure effects of non-climatic factors, the shared climatic effect and the proportion of the pure effect of the climatic factor in relation to its apparent effect (ρ), we assessed the apparent effect and the pure independent effect of climate. We then projected both types of effects when modelling the future favourability for each species and combination of AOGCM-SRES (two Atmosphere-Ocean General Circulation Models: CGCM2 and ECHAM4, and two Special Reports on Emission Scenarios (SRES): A2 and B2). The results show that the apparent effect of climate can be either inflated (overrated) or obscured (underrated) by other correlated factors. These differences were species-specific; the sum of favourable areas forecasted according to the pure climatic effect differed from that forecasted according to the apparent climatic

effect by about 61% on average for one of the species analyzed, and by about 20% on average for each of the other species. The pure effect of future climate on species distributions can only be estimated by combining climate with other factors. Transferring the pure climatic effect and the apparent climatic effect to the future delimits the maximum and minimum favourable areas forecasted for each species in each climate change scenario.

In **chapter 7** we analyze a source of uncertainty on forecasting, which may appear when the species studied have doubtful taxonomy or are subdivided into subspecies with different environmental requirements. Iberian newts (*Triturus pygmaeus* and *T. marmoratus*, a recently identified species) were used as examples. Environmental favourability models were performed on the occurrence of newts according to two taxonomic options: (1) the two species separately; and (2) the two species together, as they were considered a single species by taxonomists until recently. The models were projected to three time periods between 2011 and 2100 within a context of climate change, using two different general circulation models and two emission scenarios. We calculated the discrepancy between forecasts produced with the different taxonomic options and their consistency under the same climatic scenario. The model based on the two species together did not distinguish between particular environmental requirements of either of the two species. Discrepancy values between taxonomic options increased over time. A reduction in areas favourable to *T. pygmaeus* and its north-eastward displacement were only predicted when this species was analyzed separately. Nevertheless, the uncertainty derived from taxonomic ambiguity barely affected the predictions for *T. marmoratus*. Qualitatively and quantitatively different distribution forecasts for the two newts in the Iberian Peninsula were obtained depending on the taxonomic option considered. Taxonomic uncertainty also affected other sources of uncertainty. Some guidelines are suggested to aid in similar cases.

In **chapter 8** we analyze the effect of climate change on the distribution of threatened vertebrates in mainland Spain. Then, we analyzed some sources of ambiguity that drive to uncertainty in the predictions resulting from distribution models. Mathematical modelling of species distributions allows us generate predictions about how climate change can modify distributions. The accuracy of resulting predictions is

inevitably affected by uncertainty. However, uncertainty caused by known ambiguity sources can be subjected to an objective analysis. In this study we evaluate uncertainty on predictive models built for a set of threatened vertebrates in mainland Spain. We have taken into account four ambiguity sources: (1) the existence of different ocean-atmosphere circulation models on which future predictions are based; (2) the existence of different socio-economic scenarios considered by experts to predict future climate changes; (3) the way to assess the relative importance of climate in predictive models in which climate is combined with other factors; (4) and the taxonomic ambiguity of some species. Two general circulation models, CGCM2 and ECHAM4, and two emission scenarios, A2 and B2, were used to analyze the two former ambiguity sources. In order to analyze the third ambiguity source, we generated predictions based on the model fraction that is explained only by climate; alternatively, we made predictions focused on the model fraction that is not exclusively attributable to climate. The taxonomic ambiguity in models for species whose taxonomy is in revision was analyzed by getting predictions for the distribution of species, and for the distributions of subspecies. Twenty-four or forty predictions were got for the species subject to taxonomic revision, and eight ones were got for the rest. Finally, the differences between alternative predictive models for a single species were analyzed using fuzzy logic. Then we identified the geographic areas where the models for a same species converge, and also the areas where forecasts are subjected to the greatest uncertainty. Finally, by quantifying uncertainty, we found a way to measure how reliable predictions are in the different parts of the study area.

In **chapter 9** we discuss the objectives and conclusions of this doctoral thesis. In this final discussion, we integrate the finding of the different chapters and emphasize the main achievements. We also suggest some procedures regarding the different methodologies employed.

Finally, in **chapter 10** we emphasize the most remarkable conclusions of the doctoral thesis.

Capítulo 1

Introducción general

“Una sociedad tecnificada y que maneja con desparpajo los mecanismos económicos que ha creado, debiera conservar una pizca mayor de solidaridad con los otros representantes de su especie y de respeto con el resto de la naturaleza” Ramón Margalef. Prólogo en Supervivientes de la biodiversidad de Xavier Bellés.



1. Introducción general

1.1 Las primeras ideas sobre la conservación de la naturaleza

El hombre ha sido consciente desde tiempos inmemoriales del impacto que producía sobre el medio ambiente. Existen diferentes fuentes que apoyan que el hombre, desde sus orígenes, ha influido negativamente sobre la fauna y la flora de los ecosistemas que colonizaba (Meffe & Carroll, 1994). Dichas evidencias han desmentido el mito del buen salvaje de Rousseau que afirmaba que “sólo el hombre blanco y la civilización occidental habían roto la armonía con la naturaleza”. Posteriormente, infinidad de datos arqueológicos y paleontológicos han sugerido una relación directa entre la llegada del hombre a diferentes continentes o islas, y la extinción de especies de vertebrados en dichas islas —posiblemente parte de sus presas al tratarse de grandes mamíferos y de aves no voladoras—. Martin & Klein (1984) elaboraron la hipótesis de la “matanza del Pleistoceno” en la que afirmaban que los grandes mamíferos de Norteamérica se extinguieron hace unos 13.000 años por la llegada del hombre. Steadman (1995) describió además la clara influencia del hombre primitivo sobre las extinciones de aves en las islas tropicales del Pacífico. En contraposición, la preocupación por la naturaleza y los elementos que la componen —bióticos y abióticos—, también ha formado parte del hombre desde sus comienzos. Ya los escritores del antiguo testamento describen cómo Dios crea el jardín del Edén y a los animales, y luego al hombre, para cuidarlo: “Tomó, pues, Dios al hombre y le puso en el huerto de Edén, para que lo labrase y lo guardase” (Génesis, 15). Más tarde, cuando el hombre se vuelve avaro y destructor con él mismo y con la naturaleza, la Biblia describe cómo Dios proporciona instrucciones a Noé para salvar de la desaparición al hombre y a cada especie animal de la Tierra: “De todo animal puro tomarás siete parejas, macho y su hembra; de los animales no puros, una pajera, macho y su hembra. También de las aves de los cielos siete parejas, macho y hembra, para conservar viva la especie sobre la faz de toda la tierra” (Génesis, 2 y 3). No sólo en la religión cristiana se mostró preocupación por la naturaleza: el islamista Mawil Izzi Dien, citando el Corán, afirmó; “Alá creó la raza humana por un gran motivo: que ésta pueda actuar en calidad de vicerregente en la Tierra...”, y, “su dominio en la Tierra está previsto para que éste la

mejore y la desarrolle y no para usos indebidos o malvados” (Lamprecht, 1997). En la época de César (entre el año 100 y 44 A.C.) aparecieron las primeras normativas ecológicas, como la *Lex Ursonensis*, destinada a proteger la colonia de *Urso* (Osuna), caps. 70, 74, 76 (Tuñón de Lara, 1984, tomo XI, pág. 88). Más adelante, durante la edad media, el monje italiano San Francisco de Asís (1182?-1226) —considerado el padre del ecologismo occidental— consiguió asignar valor a la naturaleza y al reino animal subrayando su belleza (Real, 2010). A finales del siglo XVI, se redescubrieron, a manos de filósofos, naturalistas y científicos europeos, una gran parte de los conocimientos medioambientales recabados por las antiguas civilizaciones de Grecia, Egipto y Mesopotamia. Durante dicho siglo aparecieron los primeros zoológicos en Florencia, Viena y París. En el siglo XVIII, el naturalista Comte Buffon (1707-1788) describió los efectos de la domesticación y selección artificial en plantas y animales. Durante la revolución industrial, Thomas Malthus (1766-1834) escribió un ensayo donde anunciaba que la población humana crecía más deprisa de lo que crecían los recursos. La geógrafa británica, Mary Somerville, describió en 1848 las leyes básicas de la ecología, aunque no es hasta 1866 cuando el alemán Ernst Heinrich Haeckel acuña de forma oficial el término “ecología”. Durante dicho siglo, los escritos de Ralph Waldo Emerson y Henry David Thoreau anunciaban que la naturaleza tiene otros usos además del beneficio económico humano, fundando con ello la Ética de Conservación Romántico-Transcendental (Real, 2010). El naturalista norteamericano John Muir, adoptó dicha posición estética y filosófica y argumentó a favor de preservar la naturaleza en su estado primitivo y salvaje, condenando su destrucción en beneficio económico y material. Posteriormente, en 1864, participó en la redacción del Decreto de Conservación de Yosemite; la primera reserva natural del mundo.

A mitad del siglo XX, se define la ecología y la evolución como disciplinas académicas que muestran la naturaleza como un sistema complejo integrado de procesos y componentes interdependientes. Sobre esta base, Aldo Leopold desarrolló un enfoque ético de la conservación, la “Ética del Escenario Ecológico-Evolutivo” (Hutchinson, 1965). En 1962 gracias a la publicación del libro “Silent Spring” de Rachel Carson, la sociedad empezó a ser consciente de los efectos nocivos, para la fauna, el ser humano y el medio ambiente, de productos químicos como el DDT (Carson, 1962). En años posteriores aumentó la conciencia ambiental de la sociedad, y en ello es de reconocimiento la labor de Félix Rodríguez de la Fuente, en España, y de

la organización ecologista Greenpeace, a nivel internacional. En los últimos veinte años del siglo XX, la preocupación por el medio ambiente por parte de la sociedad fue en aumento y surgieron distintos grupos ecologistas que incluso se implicaron en el ámbito de la política. Todo ello motivó que la política de la conservación de la naturaleza pasara a formar parte de los objetivos a cubrir por los partidos políticos.

En las últimas décadas se ha asumido que la conservación de la naturaleza debe implicar un esfuerzo global por parte de la sociedad y que debe ir encaminada a la conservación, no de cada especie, sino de los ecosistemas y procesos que acontecen en la naturaleza. Bajo dicha atmósfera, surgió la primera Conferencia Mundial sobre el Medio Ambiente Humano, organizada por la ONU y celebrada en Estocolmo en junio de 1972, con la finalidad de defender valores que afectan a bienes y valores universales, como la conservación de la biodiversidad a escala planetaria, dando lugar al Programa de las Naciones Unidas para el Medio Ambiente (PNUMA). Unos años antes, el 5 de octubre de 1948, se había fundado en Fontainebleau (Francia) la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN), con una filosofía puramente naturalista. La necesidad de plantear un enfoque global de los problemas ambientales, y de asegurar la conservación de la naturaleza, llevó a la UICN, junto con el PNUMA y el Fondo Mundial para la Vida Silvestre (WWF), a elaborar la Estrategia Mundial para la Conservación de la Naturaleza en los años 80 (IUCN, 1980).

Recientemente, la presión política y social ha llevado a algunos investigadores a defender una nueva estrategia de conservación destinada a preservar los ecosistemas como un recurso económico, alimenticio, medicinal y de bienestar social, como elemento indispensable y necesario para la supervivencia y bienestar del hombre (Kareiva & Marvier, 2007). Esta nueva percepción de la conservación cambia, de conservar la naturaleza por ética y moral, a conservarla por ser poseedora de recursos indispensables para el hombre.

1.2 Efecto de la actividad humana sobre el clima

En las últimas décadas, la amenaza de un cambio en las condiciones climáticas ha adquirido relevancia entre las preocupaciones político-sociales del hombre (IPCC, 2007). A pesar de tratarse como una cuestión de actualidad, esta idea se fraguó ya en el

siglo XVII cuando comenzaron a documentarse relaciones entre ciertas enfermedades y la contaminación industrial. Bernardino Ramazzini, entre 1682 y 1714, identificó que la enfermedad del ceramista era provocada por el envenenamiento con plomo, que los sombrereros eran susceptibles al envenenamiento por mercurio, y que las lesiones pulmonares y bucales de los artesanos del vidrio se relacionaban con la utilización de bórax y antimonio (Real, 2010). Algo más tarde, Robert Smith (1872) con su obra “Ácido y lluvia”, aportó uno de los primeros ejemplos documentados de la contaminación del aire y de la lluvia ácida. A finales del siglo XIX, el químico sueco Svante Arrhenius (1896) estudió el efecto del CO₂ en el aire, siendo una de las primeras personas en sopesar que un aumento en la concentración de CO₂ en la atmósfera tuviera efectos sobre el clima. Arrhenius descubrió que los gases de efecto invernadero, como el CO₂, atrapan parte de la radiación que debería escapar al espacio, produciendo un recalentamiento de la superficie terrestre. A comienzos del siglo XX, Otis (1905) y Lockyer (1910) investigaron los efectos del cambio climático en la salud del hombre y en el medio ambiente. En 1921, Thomas Midgley (1889-1944) descubrió que la adición de plomo tetraetílico a la gasolina reducía la trepidación de los motores; a partir de 1923, el plomo se añadió como aditivo a la gasolina (Bryosn, 2003). Posteriormente, a través del análisis de testigos de hielo en Groenlandia, Clair Patterson comprobó que antes de 1923 apenas se encontraba plomo en la atmósfera y que, a partir de dicha fecha, sus niveles habían aumentado considerablemente, detectándose valores en sangre más de 100 veces superiores a los de la población del siglo XX (Hernberg, 2000). Más tarde, el mismo Midgley inventó los clorofluorocarbonos (CFC), con múltiples aplicaciones, principalmente en la industria de la refrigeración y de propelentes de aerosoles. Con el tiempo se demostró que los CFC destruyen la capa de ozono que protege la Tierra de la radiación ultravioleta procedente del Sol. Fue en 1962, con la publicación del libro “Silent Spring”, de Rachel Carson, cuando la sociedad norteamericana empezó a asimilar los efectos perniciosos de los productos químicos como el DDT sobre el hombre y el medio ambiente.

1.3 Primeras evidencias de un cambio climático

La heterogeneidad de la naturaleza, a través de la dinámica de los procesos naturales, promueve cambios en los sistemas ecológicos que afectan al conjunto de la

biodiversidad. De la misma manera, el clima, al ser un sistema complejo y variable, genera procesos que afectan a los ecosistemas y a las especies que esta contiene. Sin embargo, el hecho de que el clima sea un sistema cambiante no es algo que haya sido aceptado por la sociedad desde siempre. El británico James Croll (1864) publicó, en la revista *Philosophical Magazine*, el primer estudio que relacionaba las variaciones de la órbita de la Tierra con la aparición de las eras glaciares (Croll, 1864). Algunas décadas antes, Karl Schimper (1837) había descrito la existencia de edades de hielo, conformando la teoría y el término “Edad de Hielo”. A principios del siglo XX, el serbio Milutin Milankovitch añadió al modelo de Croll los cambios rítmicos en el ángulo de orientación de la Tierra respecto al Sol: oblicuidad, precesión y excentricidad —ciclos de 20, 40 y 100 mil años de duración, respectivamente—. En 1930, con la publicación de “La climatología matemática y la teoría astronómica de los cambios climáticos”, Milankovitch consiguió que la comunidad científica aceptara por primera vez que el clima ha experimentado cambios significativos a lo largo de la historia de la Tierra. Hace tan solo 20.000 años, el 30% de la superficie terrestre estaba cubierta de hielo, mientras actualmente sólo el 10% lo está. A lo largo de los últimos 2,5 millones de años se han producido 17 periodos glaciares, y es de esperar que ocurran unos 50 más, cada uno de ellos de 100.000 años. Los periodos glaciares han estado separados entre sí por otros más cortos, interglaciares, con una duración de unos 8.000 años, aunque el actual ya ha superado los 10.000 años —el origen y desarrollo de la civilización del hombre ha transcurrido en un solo periodo interglaciar—. En el contexto geológico, la temperatura actual de la Tierra es fría pues aún nos encontramos dentro del último periodo glacial, que comenzó hace 35 millones de años (Bowen, 2007). Este periodo frío constituye una excepción a la historia de la Tierra, pues, durante la mayor parte del tiempo el planeta ha sido más cálido y ha carecido de casquetes de hielo polar. Durante las eras Paleozoica y Mesozoica —entre hace 542 y 65 millones de años—, la concentración de CO₂ fue muy superior a la actual, llegando a valores de hasta 4.000 ppm (Roger *et al.*, 2007).

El clima es un sistema complejo influido por múltiples factores de distinta naturaleza. Para predecir la magnitud de un cambio en las condiciones climáticas es necesario analizar la sensibilidad del clima a estos factores (Karl & Trenberth, 2003). Los factores climáticos se pueden clasificar como componentes internos y externos al propio sistema. Entre los componentes internos se incluyen la atmósfera, el océano, el

mar de hielo, la tierra y sus características —vegetación, albedo, biomasa, y ecosistemas—, la cobertura de nieve, la tierra helada, y la hidrología —ríos, lagos y superficies del agua—. Entre los componentes externos están el Sol, la rotación de la Tierra, la geometría del Sol-Tierra y los cambios de la órbita, además de los componentes físicos del planeta —distribución de la tierra y los océanos—, las características geográficas de la Tierra —topografía del fondo oceánico y configuración de las cuencas—, y la masa y composición básica de la atmósfera y el océano. Hay que destacar además los fenómenos astronómicos cíclicos: excentricidad, oblicuidad y precesión. A este elevado número de factores, debe añadirse la infinidad de posibles interacciones entre ellos, proporcionándonos una idea de la enorme complejidad del sistema climático, y con ello, del número de fuentes de incertidumbre que pueden asociarse a cualquier predicción sobre cambios en el clima.

Durante décadas, las comunidades científica y social discutieron si un cambio en las condiciones climáticas estaba o no teniendo lugar en la naturaleza (Hasselmann, 1997; McCarty, 2001). En la actualidad, la comunidad científica parece haber llegado a un consenso. Ha aumentado considerablemente el número de trabajos que indican que un cambio en las condiciones climáticas está teniendo lugar en la Tierra (Alley, 2003; McCarty, 2001; Araujo *et al.* 2011; Márquez *et al.* 2011; Velo-Anton *et al.* 2013). Según el Panel Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático (IPCC, 2007), la concentración de CO₂ en la atmósfera ha aumentado desde 280 ppm (partes por millón), en su nivel preindustrial, a 379 ppm en 2005, los valores más altos en los últimos 800.000 años (Ahn & Brook, 2008; Lüthi *et al.* 2008). Las temperaturas globales han aumentado 0,76°C en relación con los niveles de la era preindustrial. El régimen de precipitación, más impredecible, también ha mostrado cambios a niveles más regionales: en Europa central y Europa septentrional se han registrado mayores cantidades de lluvia, mientras que en Europa meridional y suroriental éstas han disminuido. En resumen, la Tierra ha experimentado innumerables cambios en sus condiciones climáticas (Dansgaard *et al.* 1993; Bowen, 2007; Roger *et al.* 2007), algunos acontecidos a lo largo de miles o millones de años, otros siguiendo comportamientos cíclicos como los enumerados por Milankovitch (1930). No hay que obviar que el cambio climático es, al menos en parte, un fenómeno natural (Petit *et al.*, 1999), sin que por ello debamos permanecer al margen de su posible efecto sobre los ecosistemas, la vegetación, la fauna, y el hombre. Finalmente, y aunque todas las

evidencias apuntan a la realidad del cambio en el clima, trabajos recientes apuntan a que su magnitud no se corresponde con el cambio pronosticado por los modelos de circulación propuestos por el IPCC (2007) para la primera década del siglo XXI. Durante los últimos quince años, se han registrado cambios algo inferiores que los pronosticados, incluso por los escenarios más conservadores (Scafetta, 2012), y el IPCC ha rebajado recientemente de forma sensible sus predicciones para el siglo XXI (IPCC, 2013). Las razones que se arguyen para explicar esto implican a la capacidad de los océanos, especialmente el Pacífico, para absorber calor de la atmósfera (Guemas *et al.*, 2013), así como el posible efecto de oscilaciones periódicas de índole astronómico (ciclos solares, ciclos gravitacionales de Júpiter y Saturno que modulan a su vez los ciclos solares) que influyen sobre las variaciones en la temperatura global terrestre (Scafetta, 2012). El verdadero reto al que se enfrenta la comunidad científica es entender y cuantificar en qué proporción el cambio climático actual se debe realmente a la actividad industrial y económica (Osborn & Briffa, 2004), y cuánto de él es achacable a la dinámica natural del clima. Sólo entonces será posible cuantificar el efecto que el cambio climático podrá tener sobre la naturaleza —incluido el hombre y su forma de vida actual—, y esclarecer si podemos evitar la parte del cambio en el clima que se debe a nuestra contribución.

1.4 Efectos del cambio climático sobre la biodiversidad

Algunos investigadores han registrado evidencias de que los recientes cambios en el clima han generado ya modificaciones en la distribución, estructura y función de los ecosistemas (Walther *et al.*, 2005). Se han registrado cambios en el comportamiento y la distribución de la fauna y la flora, como son las alteraciones en el patrón migratorio de las aves (Both & Visser, 2001; Gordo & Sanz, 2006; Muñoz *et al.*, 2013), o la modificación de las distribuciones en algunas especies vegetales (Huntley, 1995; Prentice *et al.*, 1991) y animales (Huntley, 1995; Moreno-Rueda, 2011). Son cada vez más frecuentes los casos de especies de aves migradoras prenupciales que llegan antes a la Península Ibérica, probablemente como consecuencia de un aumento en las temperaturas o un adelanto de la primavera (Gordo *et al.*, 2006). Por ejemplo: la cigüeña blanca (*Ciconia cinocia*), el cuco común (*Cuculus canorus*), el vencejo común (*Apus apus*), la golondrina común (*Hirundo rustica*) y el ruiseñor común (*Luscinia*

megarhynchos). Además, para la cigüeña blanca cada vez son más frecuentes los casos registrados de animales que permanecen en la península incluso durante el invierno (Bernis, 1959; Cruz-Valero, 1964) —cada vez menos duradero y con condiciones menos adversas (Gordo *et al.*, 2006; Gordo *et al.*, 2007)—. Aunque la actividad humana, y concretamente el aumento del número de vertederos, se cita como la posible causa del adelanto en la llegada de las cigüeñas (Peris, 2003), el reciente cambio climático podría estar favoreciéndolo, al generar inviernos más suaves (Mata *et al.*, 2001). Durante las últimas décadas se han establecido y reproducido en la Península Ibérica diferentes especies de aves africanas como el elanio azul (*Elanus caeruleus*), el vencejo cafre (*Apus caffer*) o el vencejo moro (*Apus affinis*), y recientemente el ratonero moro (*Buteo rufinus cirtensis*) (Elorriaga & Muñoz, 2010; Muñoz, 2011). Por otro lado, el cambio climático ha podido favorecer la proliferación de algunas enfermedades infecciosas de origen fúngico (Blaustein & Kiesecker, 2002). Entre los casos más documentados se encuentra el del quitridio (*Batrachochytrium dendrobatidis*) causante de la quitridiomycosis en anfibios. Entre las hipótesis que se barajan para explicar su reciente emergencia en anfibios se encuentran la introducción en poblaciones nativas (Daszak *et al.*, 1999) y la alteración de una relación parásito-hospedador existente debido al cambio climático (Pounds *et al.*, 2006). La quitridiomycosis ha provocado la desaparición de poblaciones completas de anuros del género *Atelopus* en zonas tropicales (Pounds *et al.* 2006), y amenaza con elevadas tasas de mortalidad a diversas especies (Rachowicz *et al.* 2006), también en la Península Ibérica (Bosch & Martínez-Solano, 2007).

En general, las especies se ven afectadas por innumerables factores (Lomolino *et al.*, 2006). A pesar de que algunos autores han usado sólo el factor climático en trabajos que evalúan el efecto del cambio climático sobre la biodiversidad (Araújo *et al.*, 2006; Pearman *et al.*, 2010), no se debe obviar al resto de factores que ejercen alguna influencia sobre la fisiología de las especies: tendencia espacial, topografía, actividad humana, interacciones bióticas, dinámica poblacional, entre otros (Acevedo, *et al.*, 2012). No son pocos los autores que han incluido distintos factores también en los estudios de modelación en escenarios de cambio climático (Márquez *et al.*, 2011; Beans *et al.*, 2012; Acevedo, *et al.*, 2012; Muñoz *et al.*, 2013). Además, los cambios en el clima pueden influir, a su vez, sobre otros factores, alterando al efecto que éstos ya pueden tener sobre las especies. De esta manera, el efecto que el cambio climático

puede ejercer sobre las especies puede resultar de la sinergia entre el clima y otros factores. Por todo ello, la estimación del impacto de un cambio climático futuro sobre la distribución de las especies es un objetivo complejo y afectado por diferentes fuentes de incertidumbre (Beaumont *et al.*, 2008; Real *et al.*, 2010).

La mayoría de los autores discuten sólo el efecto negativo del cambio climático sobre las especies (Stuart *et al.*, 2004). Sin embargo, se han detectado además posibles efectos neutros o incluso positivos para algunas especies (Márquez *et al.*, 2011; Araújo *et al.* 2006). Por ejemplo, si los territorios helados del norte o de zonas montañosas se calientan, se generarán nuevos territorios posibles de colonización (Araújo *et al.* 2006). En cualquier caso, las especies podrían buscar nuevos territorios con condiciones ambientales aceptables para su desarrollo, modificando así sus distribuciones (McCarty, 2001). Alternativamente, podrían alterar su comportamiento —actividad fisiológica o fenología (Bellard *et al.*, 2012)— o adaptarse a las nuevas condiciones de acuerdo con su plasticidad genética (Bellard *et al.*, 2012). Ambos casos les permitirían permanecer en el mismo territorio. De cualquier manera, conocer la magnitud del cambio en las condiciones climáticas es esencial para evaluar su posible impacto sobre la biodiversidad (Lovejoy & Hannah, 2004), así como para anticipar sus efectos y poder mejorar las estrategias de gestión y conservación. Dichos efectos, además, tendrán mayores repercusiones sobre aquellas especies que se encuentran amenazadas o alejadas de su equilibrio ambiental (Davis, 1986; Araújo & Pearson, 2005), como consecuencia de su historia filogeográfica, la competición con otras especies o las limitaciones para la dispersión.

1.5 Biogeografía de la Conservación. Modelos de distribución como herramienta de gestión y conservación bajo escenarios de cambio climático

La Biogeografía es la disciplina encargada del estudio de la distribución de las especies en el espacio y el tiempo. Para ello, interpreta la superficie terrestre como un conjunto de unidades biogeográficas separadas por fronteras bióticas. Utilizando a la especie, o bien otros niveles taxonómicos como unidad de estudio, la Biogeografía nos ayuda a comprender sus patrones de distribución, así como los procesos que la causan y mantienen (Spellerberg & Sawyer, 1999). Su aplicación para la conservación de la

biodiversidad (Ramírez & Vargas, 1992; Spellerberg & Sawyer, 1999; Lomolino, 2004) hizo que Whittaker *et al.* (2005) promoviera la definición de la *Biogeografía de la Conservación* como nueva disciplina científica. De esta forma, la biota puede ser valorada de acuerdo con criterios biogeográficos que ayudan a comprender mejor los problemas de conservación dependientes de la escala geográfica (Barbosa, 2006). La Biogeografía de la Conservación se define como la aplicación de los principios, teorías y análisis biogeográficos —que tienen que ver con las dinámicas de distribución de los taxones a nivel individual y colectivo—, a los problemas de conservación de la biodiversidad. Uno de sus objetivos más importantes de la Biogeografía de la Conservación es proporcionar herramientas para la elección de zonas prioritarias a proteger, así como en la evaluación y el diseño de una red de espacios naturales protegidos (Whittaker *et al.*, 2005). Según Lomolino *et al.* (2006), para conservar a las especies es necesario preservar sus distribuciones; así, el incremento del conocimiento sobre la distribución de las especies permite obtener herramientas que mejoran el manejo y la conservación de las poblaciones. En dicho contexto, los modelos de distribución de las especies (SDM, del inglés "Species Distribution Model") son una herramienta útil para analizar las relaciones entre las especies y su ambiente (Cocks & Baird, 1989; Real *et al.*, 2006). Los modelos de distribución son, por tanto, instrumentos esenciales para la conservación. Al determinar los factores que explican los patrones de distribución, ayudan a definir medidas más específicas y estrategias más apropiadas para el manejo y conservación de las especies (Guisan & Zimmermann, 2000). Los SDM ya han sido usados para múltiples finalidades: comprobar hipótesis biogeográficas, mejorar el conocimiento de la distribución de las especies o establecer prioridades de conservación (Guisan & Zimmermann, 2000; Manel *et al.*, 2001); identificar la distribución potencial (Teixeira & Arntzen, 2002; Barbosa *et al.*, 2003; Castro *et al.*, 2008) o las áreas con elevado potencial de colonización (Acevedo & Real, 2012); y, cada vez más con mayor frecuencia, para predecir los cambios en la distribución potencial de las especies en un contexto de calentamiento global (Pearson & Dawson, 2003; Araújo *et al.*, 2006; Brooker *et al.*, 2007; Green *et al.*, 2008; Carvalho *et al.*, 2011; Márquez *et al.*, 2011). Esta reciente aproximación metodológica proporciona pronósticos sobre el posible efecto del cambio climático en áreas actual o potencialmente ocupadas por las especies, constituyendo una innovación muy aplicada para la gestión del medio ambiente (Huntley *et al.*, 2008; Duncan *et al.*, 2009). Muchos de estos estudios confirman la infinidad de factores que influyen simultáneamente sobre

la distribución de las especies: el clima, la tendencia espacial, la topografía, la actividad humana, la historia, las relaciones bióticas (competición, depredación, simbiosis), y las dinámicas poblacionales, entre otros (Lomolino *et al.*, 2006; Real *et al.*, 2010; Aragón *et al.*, 2010). Consecuentemente, diversos autores tienen en cuenta, además del factor climático, distintos factores en la elaboración de sus pronósticos bajo escenarios de cambio climático (Duncan *et al.*, 2009; Real *et al.*, 2010; Stefanescu *et al.*, 2004; Wallis De Vries *et al.*, 2011; Márquez *et al.*, 2011; Acevedo *et al.*, 2012).

El efecto esperado de un cambio en las condiciones climáticas sobre la biodiversidad incluye cambios en las abundancias de las especies, fragmentaciones o sustituciones del hábitat, cambios en la duración de diferentes ciclos o eventos — hibernación, estivación, y reproducción (Blaustein *et al.*, 2001)—, y la proliferación y expansión de agentes infecciosos, como probablemente ha ocurrido con el hongo de la quitridiomycosis (Bosch *et al.*, 2007). La interacción de todos estos posibles efectos, además de otros, posiblemente causen desajustes en la dinámica de las poblaciones que, finalmente, podrían reflejarse en cambios en las distribuciones (Carvalho *et al.*, 2010). Estos efectos pueden ser particularmente relevantes para las especies amenazadas (Elith & Burgman, 2002), ya que sus distribuciones suelen ser pequeñas y limitadas, además de estar sometidas a factores que las aleja de su equilibrio ambiental (Araújo *et al.*, 2005). Ello las hace un grupo especialmente sensible a los cambios ambientales, y por ello es importante su análisis con vistas a obtener información para su correcta gestión y conservación.

1.6 Las especies amenazadas

El término "*especie amenazada*" implica uno de los conceptos que han generado más polémica en Biología: la especie (Mayr, 1982). La definición de especie ha dado lugar a múltiples interpretaciones (Eldredge, 1995). En una revisión, Mayden (1997) enumeró hasta veintidós conceptos diferentes de especie. Uno de los más prácticos, bastante utilizado por la comunidad científica (Dobzhansky, 1937; Mayr, 1942), define a las especies como “grupos de poblaciones real o potencialmente interfértiles, reproductivamente aislados de otros grupos similares”. Según éste, las especies son un conjunto de individuos que tienen la capacidad potencial de reproducirse entre sí, por lo

que son genéticamente parecidos entre ellos y diferentes de individuos, de otras especies, con los que no pueden reproducirse. Por ello, una especie es genéticamente diferente al resto de las especies, lo que la hace ser una buena unidad para la conservación de la biodiversidad (Wilson, 1992). Preservando una especie se conserva su acervo genético, fisiología, etología y los procesos ecológicos en los que esté implicada. Según Lomolino (2004), para conservar una especie es esencial mantener su distribución, lo cual implica conocer los factores que determinan su distribución.

Desde el punto de vista político y de gestión, el Centro de Monitorización de la Información para la Conservación del Mundo (World Conservation Information Monitoring Centre, www.unep-wcmc.org) confecciona y pone al día listas de todas las especies animales y vegetales amenazadas, a partir de información recogida en todo el mundo. Por otro lado, en 1984, la Comisión de Supervivencia de Especies (CSE) de la Unión Internacional de Conservación de la Naturaleza (UICN) celebró una reunión bajo el título “E camino a la extinción”, en la que comenzó la revisión de las categorías de amenaza y de los criterios para aplicarlas. En 1994 se modificaron dichas categorías (UICN, 1994). En la 40ª reunión del consejo de la UICN en Gland (Suiza) se adoptaron una serie de criterios para clasificar o adscribir a las especies a las distintas categorías de las Listas Rojas de la UICN. Actualmente, según los criterios de la UICN, las especies consideradas amenazadas, que son aquellas susceptibles de extinguirse en un futuro próximo y cuyas distribuciones se encuentran restringidas a unas pocas áreas, se enmarcan bajo tres categorías: “Vulnerable a la extinción”, “En Peligro de extinción” y “En Peligro Crítico de extinción”.

1.7 Las especies amenazadas en España

En el Convenio sobre Diversidad Biológica (Organización de Naciones Unidas, 1962) se establecieron las medidas a adoptar por los estados para la conservación de la diversidad biológica como un componente fundamental para el desarrollo sostenible. El principal objetivo que se estableció fue conocer la biodiversidad. En España se han sucedido distintas normativas a nivel estatal para asegurar la conservación de las especies de flora y fauna. La más reciente, la Ley 42/2007 de 13 de diciembre actualizada en el Real Decreto 139/2011 de 4 de febrero. En sus artículos 53 y 55

incluye “el Listado de Especies Silvestres” en régimen de protección especial y “el Catálogo Español de Especies Amenazadas” (Dirección General para la Biodiversidad. Ministerio de Medio Ambiente). Existen además legislaciones específicas para algunas comunidades autónomas —por ejemplo en Cantabria, el “Decreto 120/2008, de 4 de diciembre, BOC 249 de 26 de diciembre” para la fauna y la flora, en Murcia, el “Decreto 50/2003, de 30 de mayo, CARM 131 de 10 de junio” para fauna y la “Ley 7/1995 de 21 de abril, BORM 102 de 04 de Mayo de 1995 y BOE 131 de 02 de Junio de 1995” para fauna silvestre, caza y pesca fluvial, y en Andalucía, la “Ley 8/2003 de 28 de octubre, de la flora y la fauna silvestres, BOJA 218 de 12 de Noviembre de 2003 y BOE 288 de 02 de Diciembre de 2003”—. Por otro lado, los diversos ministerios sucesivamente encargados de la gestión del medio ambiente, en colaboración de las Comunidades y Ciudades Autónomas y de los mejores expertos españoles, han elaborado atlas y libros rojos sobre la distribución y estado de conservación de las especies presentes en el territorio español. El Instituto para la Conservación de la Naturaleza (ICONA) publicó en 1986 la Lista Roja de los Vertebrados de España (ICONA, 1986). A partir de 1992, el Ministerio de Medio Ambiente empezó a elaborar los Atlas y Libros Rojos de las especies de Vertebrados de España (Blanco & González, 1992), a la que se dio continuidad con la serie de libros rojos publicados: peces (Doadrio, 2001); aves reproductoras (Martí & Del Moral, 2003); anfibios y reptiles (Pleguezuelos *et al.* 2004); aves nidificantes (Madroño *et al.*, 2004); mamíferos (Palomo *et al.*, 2007); invertebrados (Verdú *et al.*, 2011); aves invernantes (SEO/BirdLife, 2012); flora vascular (Bañares *et al.*, 2004), y Hábitats (Bermejo & Cornejo, 2003), todo ello bajo el título genérico de "Inventario Nacional de Hábitats y Taxones". Dicho proyecto va encaminado a la conservación de la biodiversidad. Los atlas y libros rojos siguen siendo actualizados periódicamente en la actualidad —por ejemplo, para los mamíferos, Palomo *et al.* (2007) ha constituido la actualización de Palomo & Gisbert (2002)—.

La cuenca mediterránea es un "hot-spot" (o "punto caliente" de diversidad) donde habitan muchas especies endémicas (Myers, 2000). Las predicciones climáticas para esta región incluyen un aumento sustancial de las temperaturas y una drástica disminución de las precipitaciones, contribuyendo a la desertificación (MIO-ECSDE, 2003). Distintos autores coinciden en afirmar que el impacto de un calentamiento global sobre la biodiversidad será más severo sobre las regiones ricas en especies endémicas

(Carvalho *et al.*, 2010). Así, los efectos sinérgicos del cambio climático y de otras amenazas a la biodiversidad hacen de la cuenca mediterránea una de las regiones más vulnerables del mundo (Sala *et al.*, 2000). La Península Ibérica es, a su vez, una sub-región mediterránea con muchas especies endémicas. Ello se debe a que actuó durante el Pleistoceno como uno de los mayores refugios glaciales en Europa (Hewitt, 1996), siendo después un centro de diversificación (Pinho *et al.*, 2007). Además, su riqueza está influida por la heterogeneidad climática que se deriva de su ubicación en la transición entre el clima Atlántico y el Mediterráneo. Ello favorece la presencia de especies de afinidad Africana y Euro-siberiana, lo cual significa que la Península Ibérica es un cruce de caminos para la Biogeografía (Spector, 2002; Carvalho *et al.*, 2010).

1.8 La incertidumbre en los modelos de distribución

Aún en la actualidad, la estimación del impacto del cambio climático sobre las especies se encuentra sometida a distintas fuentes de incertidumbre (Beaumont *et al.*, 2008; Dormann *et al.*, 2007; Baer & Risbey, 2009; Diniz-Filho *et al.*, 2009; Real *et al.*, 2010; Engler *et al.*, 2011). A esto se añade la dificultad de determinar el peso real del clima en la determinación de la distribución de las especies. Existen múltiples modelos sobre cómo funciona la dinámica de la circulación atmosférica y de los océanos — HadAm3H o HadCM3 (modelos atmosférico y modelo acoplado atmósfera-océano del Centro Hadley, Reino Unido), ECHAM4-OPYC (modelo acoplado atmósfera-océano del instituto Max Planck de Meteorología, Alemania), o CGCM2 (modelo acoplado atmósfera-océano del Centro Canadiense del Clima), entre otros—. En el recientemente actualizado informe científico del IPCC (2013), se han incorporando nuevos modelos de circulación y escenarios de emisiones de CO₂ cuyos cambios pronosticados difieren de los expuestos en su informe anterior (IPCC, 2007). Además, Loehle & Scafetta (2011) han propuesto que la falta de correspondencia entre los datos observados en la primera década del siglo XXI y los pronósticos del IPCC podrían basarse, al menos parcialmente, en factores de origen astronómico (concretamente un ciclo natural de 60 años). Tener en cuenta este ciclo podría ser necesario para calibrar correctamente el efecto del forzamiento antropogénico sobre el clima en los modelos de cambio climático (ver también Scafetta, 2012). Todo esto refleja la enorme incertidumbre asociada a la predicción del cambio climático. Por esta razón, el proceso de modelación de las

especies, con el fin de pronosticar cambios en su distribución, se encuentra sujeto también a fuentes de incertidumbre que afectarán tanto a la precisión de las predicciones (Real *et al.*, 2010; Carvalho *et al.*, 2011; Beale & Lennon, 2012), como a los pronósticos de futuro en escenarios de cambio climático (Real *et al.*, 2010; Carvalho *et al.*, 2011). A la incertidumbre provocada por los propios modelos que predicen cambios en el clima, se une la inducida por factores como la calidad de los datos de distribución de las especies y el esfuerzo de muestreo empleado, la diversidad de métodos disponibles para la construcción de los modelos, la enorme cantidad de información ambiental disponible (variables independientes o ambientales), y la ambigüedad en la taxonomía. Por todo esto, identificar y cuantificar la incertidumbre en los modelos de distribución es esencial para dotar a los resultados de confianza. Esta práctica es fundamental si se pretende usar los pronósticos derivados de los modelos para una gestión eficaz, presente y futura, de la biodiversidad.

1.9 Objetivos

La presente tesis doctoral pretende hacer un recorrido por diferentes aspectos de la complejidad inherente a los modelos de distribución de las especies, y profundizar en el conocimiento sobre cómo esta complejidad influye en los modelos predictivos en escenarios de cambio climático. En ocasiones, dicha complejidad es fruto de la gran variedad de datos y metodologías existente para la formulación de los modelos. En estos casos, el objetivo de la tesis ha sido establecer criterios para elegir las mejores opciones metodológicas. Otras veces, la complejidad de los modelos es reflejo de la complejidad inherente a la propia naturaleza, o bien es fruto de la ambigüedad con la que los mecanismos naturales se presentan ante nuestro entendimiento. En tales casos, los objetivos han consistido en cuantificar el grado en que la complejidad natural y las fuentes de ambigüedad se traducen en incertidumbre en los resultados de los modelos, y determinar la distribución geográfica de la propia incertidumbre —y con ello la fiabilidad de sus predicciones—. Los objetivos concretos de la presente tesis doctoral son los siguientes:

1. Evaluar de qué forma influyen sobre los modelos de distribución de las especies distintas formas de incorporar información sobre el uso y la cobertura del suelo.
2. Valorar y cartografiar, mediante modelación de las distribuciones, el grado de vulnerabilidad de una especie autóctona amenazada frente a la invasión de una especie alóctona.
3. Analizar comparativamente diversas técnicas para la integración de modelos de distribución obtenidos, para una misma especie, a partir de factores explicativos diferentes.
4. Determinar el peso relativo del clima, frente a otros factores ambientales, en los modelos de distribución de las especies. Cuantificar la incertidumbre, en modelos para la predicción de efectos del cambio climático, causada por la ambigüedad entre el efecto puro y el efecto aparente del clima sobre la distribución de las especies.
5. Analizar y cuantificar el efecto de la ambigüedad en la taxonomía como fuente de incertidumbre en los modelos de distribución de las especies.

6. Conocer los factores ambientales que explican la distribución actual de los vertebrados amenazados de España peninsular. Obtener una representación cartográfica de las áreas favorables para cada especie en el presente.
7. Generar pronósticos que muestren cómo el cambio en las condiciones climáticas podría alterar la distribución de las áreas favorables para las especies de vertebrados amenazados de España peninsular.
8. Evaluar, cuantificar y localizar geográficamente la incertidumbre en modelos predictivos de la distribución de las especies frente a escenarios futuros de cambio climático, en función de diversas fuentes de ambigüedad sobre el conocimiento de la naturaleza. Aplicar este conocimiento a la evaluación del grado de fiabilidad de los pronósticos.
9. Identificar las áreas más vulnerables para la conservación de la diversidad de vertebrados amenazados en España peninsular frente un cambio en las condiciones climáticas. Evaluar el grado de fiabilidad de los modelos en cada área geográfica en función del grado de incertidumbre detectado.

1.10 Referencias bibliográficas

- Acevedo, P., Jiménez-Valverde, A., Melo-Ferreira, J., Real, R. & Alves, P. C. 2012. Parapatric species and the implications for climate change studies: a case study on hares in Europe. *Global Change Biology*, 18: 1509–1519.
- Acevedo, P. & Real, R. 2012. Favourability: concept, distinctive characteristics and potential usefulness. *Naturwissenschaften*, 99: 515–522.
- Ahn, J. & Brook, E. J. 2008. Atmospheric CO₂ and climate on millennial time scales during the last glacial period. *Science*, 322: 83–85.
- Alley, R. B., Marotzke, J., Nordhaus, W. D., Overpeck, J. T., Peteet, D. M., Pielke, J. R. A., Pierrehumbert, R. T., Rhines, P. B., Stocker, T. F., Talley, L. D. & Wallace, J. M. 2003. Abrupt climate change. *Science*, 299: 2005–2010.
- Aragón, P., Lobo, J. M., Olalla-Tárraga, M. A. & Rodríguez, M. A. 2010. The contribution of contemporary climate to ectothermic and endothermic vertebrate distributions in a glacial refuge. *Global Ecology Biogeography*, 19: 40–49.
- Araújo, M. B. & Pearson, R. G. 2005. Equilibrium of species' distributions with climate. *Ecography*, 28: 693–695.
- Araújo, M. B., Thuiller, W. & Pearson, R. G. 2006. Climate warming and the decline of amphibians and reptiles in Europe. *Journal of Biogeography*, 33: 1712–1728.
- Araújo, M. B., Alagador, D., Cabeza, M., Nogués-Bravo, D. & Thuiller, W. 2011. Climate change threatens European conservation areas. *Ecology Letters*, 14: 484–492.
- Baer, P. & Risbey, J. S. 2009. Uncertainty and assessment of issues posed by urgent climate change. An editorial comment. *Climatic Change*, 92: 31–36.
- Bañares, Á., Blanca, G., Güemes, J., Moreno, J. C. & Ortiz, S., (eds.) 2004. Atlas y libro rojo de la flora vascular amenazada de España. Dirección General de Conservación de la Naturaleza. Madrid, 1069 pp.
- Barbosa, A. M., Real, R., Olivero, J. & Vargas, J. M. 2003. Otter (*Lutra lutra*) distribution modeling at two resolution scales suited to conservation planning in the Iberian Peninsula. *Biological Conservation*, 114: 377–387.
- Barbosa, A. M. 2006. Modelación de relaciones biogeográficas entre predadores, presas y parásitos: implicaciones para la conservación de mamíferos en la Península Ibérica. Tesis doctoral. Universidad de Málaga, 251 pp.

- Beale, C. M. & Lennon, J. J. 2012. Incorporating uncertainty in predictive species distribution modelling. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 367: 247–258.
- Beans, C. M., Kilkenny, F. F. & Galloway, L. F. 2012. Climate suitability and human influences combined explain the range expansion of an invasive horticultural plant. *Biological Invasion*, 14: 2067–2078.
- Beaumont, L. J., Hughes, L., Pitman, A. J. 2008. Why is the choice of future climate scenarios for species distribution modelling important? *Ecology Letters*, 11: 1135–1146.
- Bellard, C., Bertelsmeier, C., Leadley, P., Thuiller, W. & Courchamp, F. 2012. Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology Letters*, 15: 365–377.
- Bermejo, E. & Cornejo, J. M. 2003. Atlas y manual de los hábitat de España. Ministerio de medio ambiente. Madrid, 492 pp.
- Bernis, F. 1959. La migración de las cigüeñas españolas y de las otras cigüeñas ‘occidentales’. *Ardeola*, 5: 9–80.
- Blanco, J. C. & González, J. L. 1992. Libro Rojo de los Vertebrados de España. Colección Técnica. ICONA. Madrid.
- Blaustein, A. R., Belden, L. K., Olson, D. H., Green, D. M., Root, T. L. & Kiesecker, J. M. 2001. Amphibian breeding and climate change. *Conservation Biology*, 15: 1804–1809.
- Blaustein, A. R. & Kiesecker J. M. 2002. Complexity in conservation: lessons from the global decline of amphibian populations. *Ecology Letters*, 5: 597–608.
- Bosch, J. & Martínez-Solano, I. 2006. Chytrid fungus infection related to unusual mortalities of *Salamandra salamandra* and *Bufo bufo* in the Peñalara Natural Park, Spain. *Oryx*, 40: 84–89.
- Bosch, J., Carrascal, L. M., Durán, L., Walter, S. & Fisher, M. C. 2007. Climate change and outbreaks of amphibian chytridiomycosis in a montane area of central Spain; is there a link? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274: 253–260.
- Both, C., & Visser, M. E. 2001. Adjustment to climate change is constrained by arrival date in a long-distance migrant bird. *Nature*, 411: 296–298.
- Bowen, G. J. 2007. When the world turned cold. *Nature*, 445: 607–608.

- Brooker, R. W., Travis, J. M., Clark, E. J. & Dytham, C. 2007. Modelling species' range shifts in a changing climate: The impacts of biotic interactions, dispersal distance and the rate of climate change. *Journal of Theoretical Biology*, 245: 59–65.
- Bryson, B. 2003. Una breve historia de casi todo. RBA Libros S.A. Barcelona.
- Carson, R. 1962. *Silent Spring*. Boston: Houghton Mifflin.
- Carvalho, S. B., Brito, J. C., Crespo, E. J. & Possingham, H. P. 2010. From climate change predictions to actions – conserving vulnerable animal groups in hotspots at a regional scale. *Global Change Biology*, 16: 3257–3270.
- Carvalho, S. B., Brito, J. C., Crespo, E. J., Watts, M. E. & Possingham, H. P. 2011. Conservation planning under climate change: toward accounting for uncertainty in predicted species distributions to increase confidence in conservation investments in space and time. *Biological Conservation*, 144: 2020–2030.
- Castro, A., Muñoz, R. & Real, R. 2008. Modelling the spatial distribution of the tengmalm's owl *Aegolius funereus* in its southwestern palearctic limit (NE Spain). *Ardeola*, 55: 71–85.
- Cocks, K. D. & Baird, I. A. 1989. Using mathematical programming to address the multiple reserve selection problem: an example from Eyre Peninsula, South Australia. *Biological Conservation*, 49: 113–130.
- Croll, J. 1864. On the physical cause of the change of climate during geological epochs. *Philosophical Magazine*, 28: 121–137.
- Cruz-Valero, A. 1964. Primeras observaciones de Cigüeñas en 1962 y 1963 en Badajoz. *Ardeola*, 9: 137.
- Dansgaard, W., Johnsen, S. J., Clausen, H. B., Dahl-Jensen, D., Gundestrup, N. S., Hammer, C. U., Hvidberg, C. S., Steffensen, J. P., Sveinbjörnsdottir, A. E., Jouzel, J. & Bond, G. 1993. Evidence for general instability of past climate from a 250-kyr ice-core record. *Letters to Nature*, 364: 218–220.
- Daszak, P., Berger, L., Cunningham, A. A., Hyatt, A. D., Green, D. E. & Speare, R. 1999. Emerging infectious diseases and amphibian population declines. *Emerging infectious diseases*, 5: 735–748.
- Davis, M. B. 1986. Climatic instability, time lag, and community disequilibrium. – In: Diamond, J. M. and Case, T. J. (eds.). *Community ecology*. Harper and Row, pp. 269–284.

- Diniz-Filho, J. A. F., Bini, L. M., Rangel, T. F., Loyola, R. D., Hof, C., *et al.* 2009. Partitioning and mapping uncertainties in ensembles of forecasts of species turnover under climate change. *Ecography*, 32: 897–906.
- Doadrio, I. (ed.). 2001. Atlas y libro rojo de los peces continentales de España. Museo Nacional de Ciencias Naturales. Madrid.
- Dobzhansky, T. 1937. Genetics and the origin of species. Columbia University Press, Nueva York.
- Dorman, C. F. 2007. Promising the future? Global change projections of species distributions. *Basic and Applied Ecology*, 8: 387–397.
- Duncan, R. P., Cassey, P. & Blackburn, T. M. 2009. Do climate envelope models transfer? A manipulative test using dung beetle introductions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276: 1449–1457.
- Eldredge, N. 1995. Species, selection, and Paterson's concept of the specific-mate recognition system. En: Lambert, D.M. y Spencer, H.G. (eds.). *Speciation and the Recognition Concept*. Johns Hopkins University Press. Baltimore, 464–477 pp.
- Elith, J. & Burgman, M. 2002. Predictions and their validation: rare plants in the central highlands, Victoria, Australia. In: *Predicting Species Occurrences: Issues of Accuracy and Scale* (eds.), Scott, J. M., Heglund, P. J., Haufler, J. B., Morrison, M., Raphael, M. G., Wall, W. B. & Samson, F. Island Press. Covelo, CA., 303–313 pp.
- Elorriaga, J. & Muñoz, A. R. 2010. First breeding record of North African Long-legged Buzzard *Buteo rufinus cirtensis* in continental Europe. *British Birds*, 103: 399–401.
- Engler, R., Randin, C. F., Thuiller, W., Dullinger, S., Zimmermann, N. E., *et al.* 2011. 21st century climate change threatens mountain flora unequally across Europe. *Global Change Biology*, 17: 2330–2341.
- Gordo, O. & Sanz, J. J. 2006. Climate change and bird phenology: a long-term study in the Iberian Peninsula. *Global Change Biology*, 12: 1993–2004.
- Gordo, O., Sanz, J. J. & Lobo, J. M. 2007. Spatial patterns of White stork (*Ciconia ciconia*) migratory phenology in the Iberian Peninsula. *Journal Ornithology*, 148: 293–308.
- Green, R. E., Collingham, Y. C., Willis, S. G., Gregory, R. D., Smith, K. W. & Huntley, B. 2008. Performance of climate envelope models in retrodicting recent changes in bird population size from observed climatic change. *Biological Letter*, 4: 599–602.

- Guemas, V., Doblas-Reyes, F. J., Andreu-Burillo, I. & Asif, M. 2013. Retrospective prediction of the global warming slowdown in the past decade. *Nature climate change*. Doi: 10.1038/NCLMATE1863.
- Guisan, A. & Zimmermann, N. E. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 135: 147–186.
- Hasselmann, K. 1997. Are we seeing global warming? *Science*, 276: 914–915.
- Hernberg, 2000. Lead Poisoning in a historical perspective. *American Journal of Industrial Medicine*, 38: 244–254.
- Hewitt, G. M. 1996. Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biological journal of the Linnean society*, 58: 247–276.
- Huntley, B. 1995. Plant species' response to climate change: implications for the conservation of European birds. *Ibis*, 137: S127–S138.
- Huntley, B., Collingham, Y. C., Willis, S. G. & Green, R. E. 2008. Potential impacts of climatic change on European breeding birds. *PLoS One* 3(1): e1439. doi:10.1371/journal.pone.0001439.
- ICONA, 1986. Lista Roja de los Vertebrados de España. ICONA. Madrid.
- IPCC, 2013. Resumen para responsables de políticas. En: *Cambio Climático 2013: Bases físicas. Contribución del Grupo de trabajo I al Quinto Informe de Evaluación del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático*. Stocker, T. F., D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S. K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex & P. M. Midgley (eds.). Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido y Nueva York, NY, Estados Unidos de América.
- IPCC, 2007. Summary for policymakers climate change 2007: the physical science basis. In: Solomon, S., Qin, D., Manning, M., Chen, Z., Marquis, M., Averyt, K. B., Tignor, M., Miller, H. L. (eds.). *Contribution of working group I to the fourth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge.
- IUCN, 1980. World conservation strategy. The first articulation of sustainable development, this document focuses on the biological and ecological issues.
- Kareiva, P., & Marvier, M. 2007. El hombre en los programas de conservación. *Investigación y Ciencia*, 61: 89–96.
- Karl, T. R. & Trenberth, K. E. 2003. Modern global climate change. *Science*, 302: 1719–1723.

- Lamprecht, J. L. 1997. ISO 14000. Directrices para la implantación de un sistema de gestión medioambiental. AENOR. Madrid.
- Loehle, C. & Scafetta, N. 2011. Climate change attribution using empirical decomposition of climatic data. *The open atmospheric science journal*, 5: 74–86.
- Lomolino, M. V. 2004. Conservation biogeography. En: Lomolino, M. V. & Heaney, L. R. (eds.). *Frontiers of biogeography: new directions in the geography of nature*. Sinauer Associates, Inc. Sunderland. U.S.A.
- Lomolino, M. V. *et al.* 2006. Distribution of species. In: Lomolino, M. V., Riddle, B. R. & Brown, J. H. (eds.), *Biogeography*, 3rd edition. Sinauer Associates. Sunderland, U.S.A., 65–96 pp.
- Lovejoy, T. E. & Hannah, L. J., 2004. *Climate change and Biodiversity*. Yale University press New Haven & London, 418 pp.
- Lüthi, D., Le Floch, M., Bereiter, B., Blunier, T., Barnola, J. M., Siegenthaler, U., Raynaud, D., Jouzel, J., Fischer, H., Kawamura, K. & Stocker, T. 2008. High-resolution carbon dioxide concentration record 650.000–800.000 years before present. *Nature*, 453: 379–382.
- Madroño, A., González, C. and Atienza, J. C. (eds.) 2004. *Libro Rojo de las Aves de España*. Dirección general para la Biodiversidad-SEO/BirdLife. Madrid.
- Manel, S., Williams, H. C. & Ormerod, S. J. 2001. Evaluating presence-absence models in ecology: the need to account for prevalence. *Journal of Applied Ecology*, 38, 921–931.
- Márquez, A. L., Real, R., Olivero, J. & Estrada, A. 2011. Combining climate with other influential factors for modelling the impact of climate change on species distribution. *Climatic Change*, 108: 135–157.
- Martí, M. & Del Moral, J. C. 2003. *Atlas de las aves reproductoras de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza-Sociedad Española de Ornitología, Madrid, Spain.
- Martin, P. S. & Klein, R. G. 1984. *Quaternary extinction: a prehistoric revolution*. Tucson, University of Arizona press.
- Mata, A. J., Caloin, M., Michard-Picamelot, D., Ancel, A. & Maho, Y. L. 2001. Are non-migrant white storks (*Ciconia ciconia*) able to survive a cold-induced fast? *Comparative Biochemistry and Physiology Part A*, 130: 93–104.

- Mayden, R. L. 1997. A hierarchy of species concepts: the denouement in the saga of the species problem. En: Claridge, M. F., Dawah, H. A. & Wilson, M. R. (eds.). Species. The Units of Biodiversity. Chapman & Hall, Londres: 381–424.
- Mayr, E. 1942. Systematics and the Origin of Species. Columbia University Press, Nueva York.
- Mayr, E. 1982. The Growth of Biological Thought: Diversity, Evolution and Inheritance. Belknap, Harvard.
- McCarty, J. P. 2001. Ecological consequences of recent climate change. Conservation Biology, 15: 320–331.
- Meffe, G. K. & Carroll, C. R. 1994. Principles of conservation biology. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts.
- Milankovitch, M. 1930. Mathematische Klimalehre und astronomische theorie der klimaschwankungen. Handbuch der klimalogie Band 1. Teil A borntrager Berlin.
- MIO-ECSDE. 2003. Climate change and the Mediterranean. Sustainable Mediterranean, 32: 1–24.
- Montori, A. & Llorente, G. A. 2008. Enciclopedia virtual de los vertebrados Españoles. Tritón pirenaico - *Calotriton asper* (Dugès, 1852). <http://www.vertebradosibericos.org/>
- Moreno-Rueda, G., Pleguezuelos, J. M., Pizarro, M. & Montori, A. 2011. Northward shifts of the distributions of Spanish reptiles in association with climate change. Conservation Biology, 26: 278–283.
- Muñoz, A. R. 2011. El cambio reciente del clima y las aves de Tarifa. Ornitología, Aljaranda, 80: 35–39.
- Muñoz, A. R., Real, R., Barbosa, A. M. & Vargas, J. M. 2005. Modelling the distribution of Bonelli's eagle in Spain: implications for conservation planning. Diversity and Distributions, 11: 477–486.
- Muñoz, A. R., Márquez, A. L. & Real, R. 2013. Updating known distribution models for forecasting climate change impact on endangered species. PLoS ONE. DOI: 10.1371/journal.pone.0065462
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., da Fonseca, G. A. B. & Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. Nature, 403: 853–858.
- Osborn T. J. & Briffa, K. R. 2004. The real color of climate change? Science, 306: 621–622.

- Palomo, L. J. & Gisbert, J. 2002. Atlas y libro rojo de los mamíferos terrestres de España. Dirección General de Conservación de la Naturaleza-SECEM-SECEMU, Madrid, 564 pp.
- Palomo, L. J., Gisbert, J. & Blanco, J. C. 2007. Atlas y libro rojo de los mamíferos terrestres de España. Dirección General para la Biodiversidad-SECEM-SECEMU, Madrid, 588 pp.
- Pearman, P. B., D'Amen, M., Graham, C. H., Thuiller, W. & Zimmermann, N. E. 2010. Within-taxon niche structure: niche conservatism, divergence and predicted effects of climate change. *Ecography*, 33: 990–1003.
- Pearson, R. G. & Dawson, T. P. 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography*, 12: 361–371.
- Peris, S. 2003. Feeding in urban refuse dumps: ingestion of plastic objects by the white stork (*Ciconia ciconia*). *Ardeola*, 50: 81–84.
- Petit, J. R., Jouzel, J., Raynaud, D., Barkov, N. I., Barnola, J. M., Basile, I., Benders, M., Chappellaz, J., David, M., Delaygue, G., Delmonte, M., Kotlyakovs, V. M., Legrand, M., Lipenkov, V. Y., Lorius, C., Pépin, L. & Ritz, C. 1999. Climate and atmospheric history of the past 420.000 years from the Vostok ice core, Antarctica. *Nature*, 399: 429–436.
- Pinho, C., Harris, D. J. & Ferrand, N. 2007. Comparing patterns of nuclear and mitochondrial divergence in a cryptic species complex: the case of Iberian and North African wall lizards (*Podarcis*, Lacertidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 91: 121–133.
- Pleguezuelos, J. M., Márquez, R., Lizana, M., (eds.) 2004. Atlas y libro rojo de los anfibios y reptiles de España. Dirección general de conservación de la naturaleza-Asociación herpetológica española (3º impresión), Madrid, 584 pp.
- Pounds, J. A., Bustamante, M. R., Coloma, L. A., Consuegra, J. A., Fogden, M. P. L., Foster, P. N., La Marca, E., Masters, K. L., Merino-Viteri, A., Puschendorf, R., Ron, S. R., Sánchez-Azofeifa, G. A., Still, C. J. & Young, B. E. 2006. Widespread amphibian extinctions from epidemic disease driven by global warming. *Nature*, 439: 161–167.
- Prentice, I. C., Bartlein, P. J. & Webb, T. III, 1991. Vegetation and climate changes in eastern North America since the last glacial maximum. *Ecology*, 72: 2038–2056.

- Rachowicz, L. J. *et al.* 2006. Emerging infectious disease as a proximate cause of amphibian mass mortality. *Ecology*, 87: 1671–1683.
- Ramírez, J. M. & Vargas, J. M. 1992. Contribución de la Biogeografía a la gestión del medio ambiente y a la conservación de las especies. En: Vargas, J. M., Real, R. y Antúnez, A. (eds.). *Objetivos y métodos biogeográficos. Aplicaciones en Herpetología*. Monografías de Herpetología, 2: 95–106.
- Real, R. 2010. Perspectiva histórica sobre la conservación de la naturaleza. *Encuentros en la Biología*, 129: 39–41.
- Real, R., Barbosa, A. M. & Vargas, J. M. 2006. Obtaining environmental favourability functions from logistic regression. *Environmental and Ecological Statistics*, 12: 237–245.
- Real, R., Márquez, A. L., Olivero, J. & Estrada, A. 2010. Species distribution models in climate change scenarios are still not useful for informing policy planning: an uncertainty assessment using fuzzy logic. *Ecography*, 33: 304–314.
- Roger, D. L., Berner, R. A. & Park, J. 2007. Climate sensitivity constrained by CO₂ concentrations over the past 420 million years. *Nature*, 446: 530–532.
- Sala, O. E., Chapin, F. S., Armesto, J. J. *et al.* 2000. Global biodiversity scenarios for the Year 2100. *Science*, 287: 1770–1774.
- Scafetta, N. 2012. Testing an astronomically based decadal-scale empirical harmonic climate model versus the IPCC (2007) general circulation climate models. *Journal of Atmospheric and Solar-terrestrial Physics*, 80: 124–137.
- SEO/BirdLife, 2012. *Atlas de las aves en invierno en España 2007-2010*. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente-SEO/BirdLife. Madrid, 816 pp.
- Spellerberg, I. F. & Sawyer, J. W. D. 1999. *An introduction to applied biogeography*. Cambridge University Press, Cambridge, 243 pp.
- Steadman, D. W. 1995. Prehistoric extinctions of Pacific islands birds: biodiversity meets zooarcheology. *Science*, 267: 1123–1131.
- Stefanescu, C., Herrando, S. & Pa'ramo, F. 2004. Butterfly species richness in the north-west Mediterranean Basin: the role of natural and human-induced factors. *Journal of Biogeography*, 31: 905–916.
- Stuart, S. N., Chanson, J. S., Cox, N. A. Young, B. E., Rodrigues, A. S. L., Fischman, D. L. & Waller, R. W. 2004. Status and trends of amphibian declines and extinctions world-wide. *Science*, 306: 1783–1786.

- Teixeira, J. & Arntzen, J. W. 2002. Potential impact of climate warming on the distribution of the Golden-striped salamander, *Chioglossa lusitanica*, on the Iberian Peninsula. *Biodiversity and Conservation*, 11: 2167–2176.
- Tuñón de Lara, M. 1984. *Historia de España*. Labor. Barcelona.
- UICN. 1994. *Categorías de las Listas Rojas de la UICN*. UIN. Gland. Suiza.
- Velo-Antón, G., Parra, J. L., Parra-Olea, G. & Zamudio, K. R. 2013. Tracking climate change in a dispersal-limited species: reduced spatial and genetic connectivity in a montane salamander. *Molecular Ecology*. doi. 10.1111/mec.12310.
- Verdú, J. R., Numa, C. & Galante, E., (eds.) 2011. *Atlas y libro rojo de los invertebrados amenazados de España*. Dirección General de Medio Natural y Política Forestal, Ministerio de Medio Ambiente, Medio Rural y Marino. Madrid, 1318 pp.
- Wallis De Vries, M. F., Baxter, W. & Van Vliet, A. J. H. 2011. Beyond climate envelopes: effect of weather on regional population trends in butterflies. *Oecologia*, 167: 559–571.
- Walther, G. R., Berger, S. & Sykes, M. T. 2005. An ecological “footprint” of climate change. *Proceeding of the royal society B: biological sciences*, 272: 1427–1432.
- Wilson, E. O. 1992. *The Diversity of life*. Belknap press of Harvard university press, Cambridge, Massachusetts.
- Whittaker, R. J., Araújo, M. B., Jepson, P., Ladle, R. J., Watson, J. E. M. & Willis, K. J. 2005. Conservation biogeography: assessment and prospect. *Diversity and Distributions*, 11: 3–23.

Capítulo 2

Material y métodos generales

“Seguramente se me tachará de temerario porque deseo obtener tan grandes resultados del insignificante asunto que me ocupa; pero yo pertenezco al número de los que creen que lo máximo está en lo mínimo. El niño es pequeño, y encierra al hombre; el cerebro es estrecho, y abriga al pensamiento; el ojo es un punto, y abraza leguas” Alejandro Dumas. Las damas de las camelias.



2.1 Material y métodos generales

El modelado de la distribución de las especies permite simular procesos ecológicos de índole biogeográfico con el objetivo de predecir respuestas. Constituye una herramienta de gran utilidad en biogeografía, ya que nos acerca al conocimiento de las relaciones entre las especies y su entorno. En la bibliografía existente, infinidad de estudios han empleado el modelado de la distribución con fines prácticos relacionados con la conservación de las especies: en el diseño para la restauración ecológica o de zonas protegidas (Li *et al.*, 1999), para determinar zonas favorables para la reintroducción de especies (Pearce & Lindenmayer, 1998), en planes de conservación (Muñoz *et al.*, 2005), en el manejo de recursos naturales (Massolo *et al.*, 2007), para determinar las zonas de establecimiento potencial de especies invasoras (Andersen *et al.*, 2004; Muñoz & Real, 2006), en la toma de decisiones en gestión y conservación (Guisan *et al.*, 2013), y con frecuencia en la última década, en estudios encaminados a conocer el efecto de un cambio en las condiciones climáticas sobre las especies y los ecosistemas (Pearson & Dawson, 2003; Rosenzweig *et al.*, 2008; Walther, 2010; Araújo *et al.*, 2011; Carvalho *et al.*, 2010; Márquez *et al.*, 2011; Bellard *et al.*, 2012).

En general, el modelado de la distribución de las especies es una herramienta útil para estudiar las causas que condicionan la presencia y ausencia de las especies en un área geográfica concreta, así como para comprender los procesos que finalmente intervienen en la distribución espacial de los seres vivos. La modelación espacial de distribuciones es el hilo conductor principal de la presente tesis. Como se ha explicado en el capítulo introductorio, los objetivos de la tesis implican amplios aspectos metodológicos de la modelación. Todos ellos, sin embargo, tienen en común elementos de la metodología que son expuestos en este capítulo de la tesis. Concretamente, se describen a continuación el área de estudio, las especies cuyas distribuciones son analizadas, las variables ambientales consideradas en los modelos, y el método de modelación basado en la Función de Favorabilidad, el cual constituye la base fundamental de toda la tesis. Los elementos metodológicos específicos de los siguientes capítulos son descritos posteriormente en sus respectivos apartados de material y métodos.

2.1.1 Área de estudio y unidades territoriales

El territorio analizado durante la presente tesis doctoral, España peninsular, se ubica en el extremo suroccidental de Europa, formando parte de la Península Ibérica. Su situación geográfica entre dos continentes —Europa y África—, y dos grandes extensiones marinas —océano Atlántico y mar Mediterráneo—, la definen como una unidad biogeográfica interesante (Figura 2.1). La parte española de la Península Ibérica ocupa aproximadamente 493000 km², lo cual conforma cerca del 85% del territorio peninsular. Con una longitud máxima de 1030 km —de Norte a Sur—, el área de estudio puede clasificarse como de escala regional (200-2000 km, Pearson & Dawson, 2003). En esta escala, los factores que controlan la distribución de las especies son la topografía y el clima (Pearson & Dawson, 2003). Ambos factores han sido tenidos en cuenta en este proyecto.

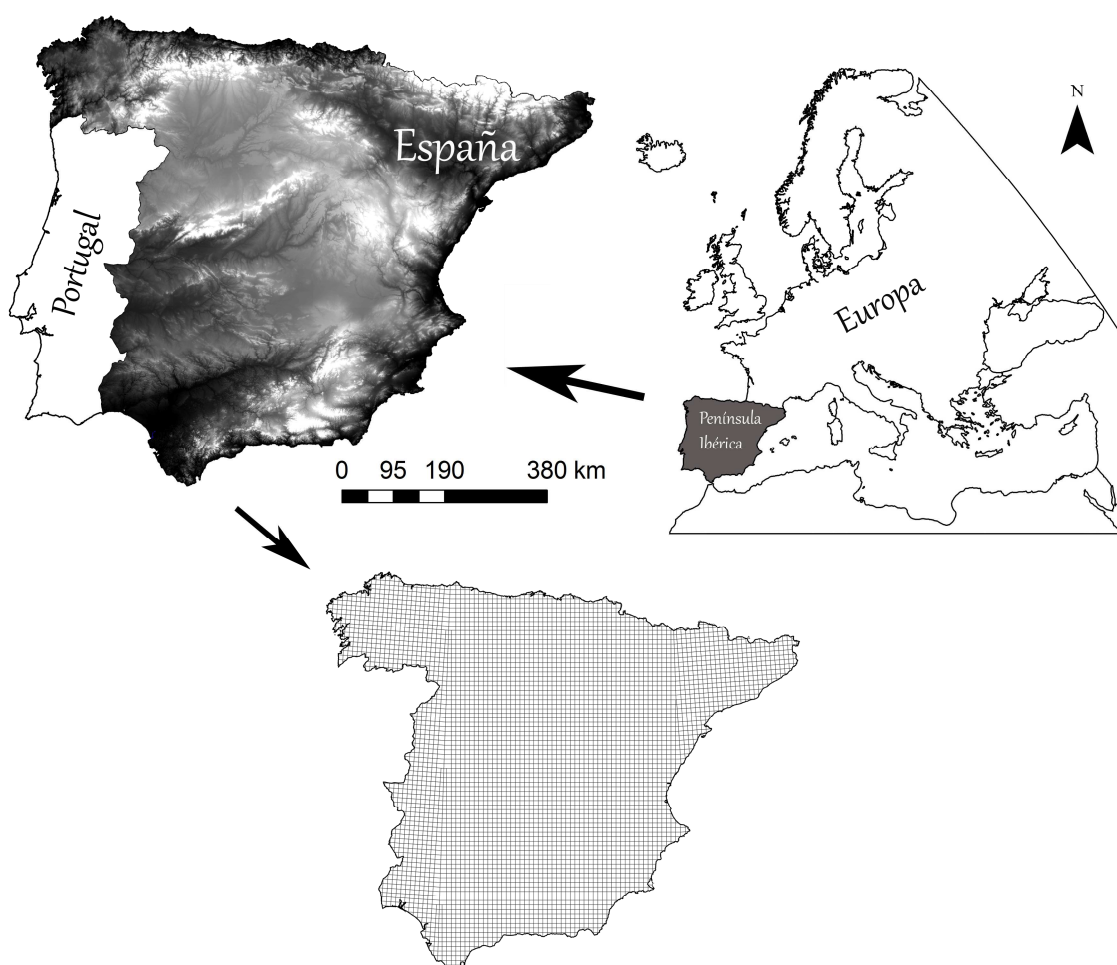


Figura 2.1 Área de estudio en el contexto geográfico de Europa y España peninsular dividida en cuadrículas UTM de 10 x 10-km.

Debido a sus características geográficas, la Península Ibérica posee un clima muy diverso (Font, 2000). A ello contribuyen su posición latitudinal, alrededor de 40° N, y su heterogeneidad topográfica. España presenta importantes montañas —Pirineos y cordillera Cantábrica en el norte, sistemas Ibérico y Central en el centro, Sierra Morena y cordilleras Béticas y Penibéticas en el sur—, que cercan grandes llanuras y mesetas —meseta Norte y depresión del Ebro en el norte, meseta Sur y depresión del Guadalquivir en el sur—. Existe un gradiente de precipitaciones creciente hacia el noroeste, con precipitaciones anuales de 200 mm a más de 2000 mm, y un gradiente decreciente de temperaturas hacia el sur, con temperaturas media anuales de 6 °C a 18 °C (Font, 2000; Muñoz-Díaz & Rodrigo, 2004). Por ello, la Península Ibérica se divide en tres áreas climáticas: Atlántica, Mediterránea e Interior (Capel, 1981). El área Atlántica incluye Cantabria, Galicia y Portugal, y se caracteriza por poseer inviernos suaves y regulares. El área Mediterránea abarca las costas sur y este de España, presentando veranos calurosos, inviernos suaves y precipitaciones que rara vez sobrepasan los 500 mm anuales, concentradas principalmente en primavera y otoño. Por último, el área climática de Interior se caracteriza por poseer altas temperaturas en verano y bajas en invierno, con precipitaciones irregulares y escasas.

Desde el punto de vista biogeográfico, el área de estudio es un amplio y heterogéneo espacio emplazado entre dos grandes barreras geográficas que dificultan el intercambio biótico y abiótico entre los territorios adyacentes: los Pirineos al norte, y el estrecho de Gibraltar en el sur. El estrecho de Gibraltar es relativamente angosto, apenas 60 km de anchura máxima, y un mínimo de 14 km entre Tarifa (Península Ibérica) y Punta Cires (África). Por esta razón, a pesar de ser una barrera geográfica para la mayoría de los grupos, no ha interrumpido completamente el intercambio biótico entre los dos continentes, especialmente para las aves. De hecho, el estrecho de Gibraltar constituye uno de los puntos de mayor intercambio biótico del mundo para las aves rapaces (Bernis, 1980). La Península Ibérica es, por esta razón, una unidad biogeográfica muy importante, cuyo análisis resulta de gran relevancia para la conservación de las especies a escala global (Bernis, 1980). Por otro lado, la actual distribución de las especies en la Península Ibérica responde a la singularidad de sus características geográficas, la diversidad de biotopos, los fenómenos acontecidos desde los últimos periodos de la era Terciaria hasta el Holoceno, y la historia y cultura de los diversos pueblos que la han habitado (Gil & Gómez, 2007). Durante el periodo superior

del Pleistoceno tuvo lugar la última glaciación hasta la fecha (Rosselló, 1970). La extensión de los hielos en la Península sólo adquirió importancia en algunos sistemas montañosos, a diferencia de lo sucedido en el resto de Europa, donde los hielos cubrieron gran parte de la superficie (Gil & Gómez, 2007). De esta manera, el territorio Ibérico actuó de refugio para innumerables especies, tanto de fauna como de flora. Esta última glaciación fue responsable de gran parte de la configuración actual de la fauna y de la flora en la Península Ibérica (Roselló, 1970), convirtiéndola en un área de estudio interesante desde el marco de la biogeografía y de la conservación.

Las unidades geográficas básicas utilizadas para el desarrollo de esta tesis han sido cuadrículas UTM de 10 x 10-km. Esta unidad es ampliamente utilizada como base para estudios de modelación ambiental (Teixeira *et al.*, 2001; Segurado & Araújo, 2004; Barbosa *et al.* 2003; Muñoz *et al.* 2005; Romero *et al.* 2012), y constituye la base cartográfica de los atlas de distribución de especies más importantes de España (Palomo & Gisbert, 2007; Madroño *et al.*, 2004; Pleguezuelos *et al.*, 2004). El área de estas cuadrículas permite detectar los procesos macroambientales que acontecen en el entorno de los puntos de muestreo y que condicionan la distribución de las especies (Pearson & Dawson, 2003). El territorio español peninsular consta de un total de 5156 cuadrículas UTM de 10 x 10-km (Figura 2.1). En cuatro de los seis capítulos de la presente tesis doctoral (Capítulos 5, 6, 7 y 8) se analiza la totalidad de dicho territorio, mientras que en los capítulos 3 y 4 el área de estudio se restringe a la Cuenca Sur y a la provincia de Málaga, respectivamente.

La razón por la que el presente proyecto se desarrolla exclusivamente en la parte Española de la Península Ibérica radica en la existencia de dos limitaciones metodológicas esenciales. En primer lugar, no se han publicado aún atlas de distribución para las aves y los mamíferos en Portugal. Además, los datos actualmente disponibles sobre predicciones de cambio climático en Portugal (Proyecto SIAM II; Santos & Miranda, 2006) carecen, por el momento, de la calidad de los que han sido recopilados para España (AEMET, 2007; Brunet *et al.*, 2007).

2.1.2 Especies

En la presente tesis se han elegido, como casos de estudio, las especies de vertebrados amenazados en el territorio peninsular de España cuya distribución en

Europa se extiende, en más de un 50%, sobre el territorio Español. Un cambio en las condiciones climáticas ejercerá un efecto positivo o negativo sobre las especies de nuestro planeta. Dicho efecto tendrá especial relevancia sobre las especies amenazadas, al tratarse de especies con pocos efectivos poblacionales y una distribución reducida (Carvalho *et al.*, 2010; ver Figura 2.2). La UICN (Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza) distribuye las especies amenazadas en tres categorías de amenaza: CR (en peligro crítico de extinción), EN (en peligro de extinción) y VU (vulnerables a la extinción). La relación de especies analizadas, su categoría de amenaza y el tamaño de su distribución, pueden consultarse en la Tabla 2.1. Conocer los factores ambientales que condicionan las distribuciones actuales, y predecir los posibles efectos que podría ocasionar sobre ellas un cambio climático, es esencial para gestionar su conservación.

En los capítulos 6, 7 y 8 se han considerado, además, las distribuciones de *Vipera latastei* (NT, casi amenazada), *Aquila fascista* (LC, de preocupación menor) y *Capra pyrenaica* (LC) por tratarse de especies de montaña especialmente sensibles a cambios en su sistema ecológico (capítulo 6), *Triturus marmoratus* (LC) para el análisis de la ambigüedad taxonómica (capítulo 7), y, *Tetrao urogallus* (LC) y *Emberiza shoeniclus* (LC) por pertenecer, el total de sus poblaciones, a subespecies endémicas de España, catalogadas con un alto grado de amenazada (capítulo 8; Tabla 2.1).

En todos los casos se han utilizado los datos de presencia/ausencia de las especies obtenidos de los atlas y libros rojos de distribución de los distintos grupos de fauna: Atlas y libro rojo de los anfibios y reptiles de España (Pleguezuelos *et al.*, 2004), Atlas y libro rojo de los mamíferos de España (Palomo *et al.*, 2007) y, Atlas de las aves reproductoras de España (Madroño *et al.*, 2004) (Tabla 2.1). Los datos de distribución proporcionados por estas fuentes se basan en presencias en cuadrículas de UTM con una resolución espacial de 10 x 10-km.

Anfibios

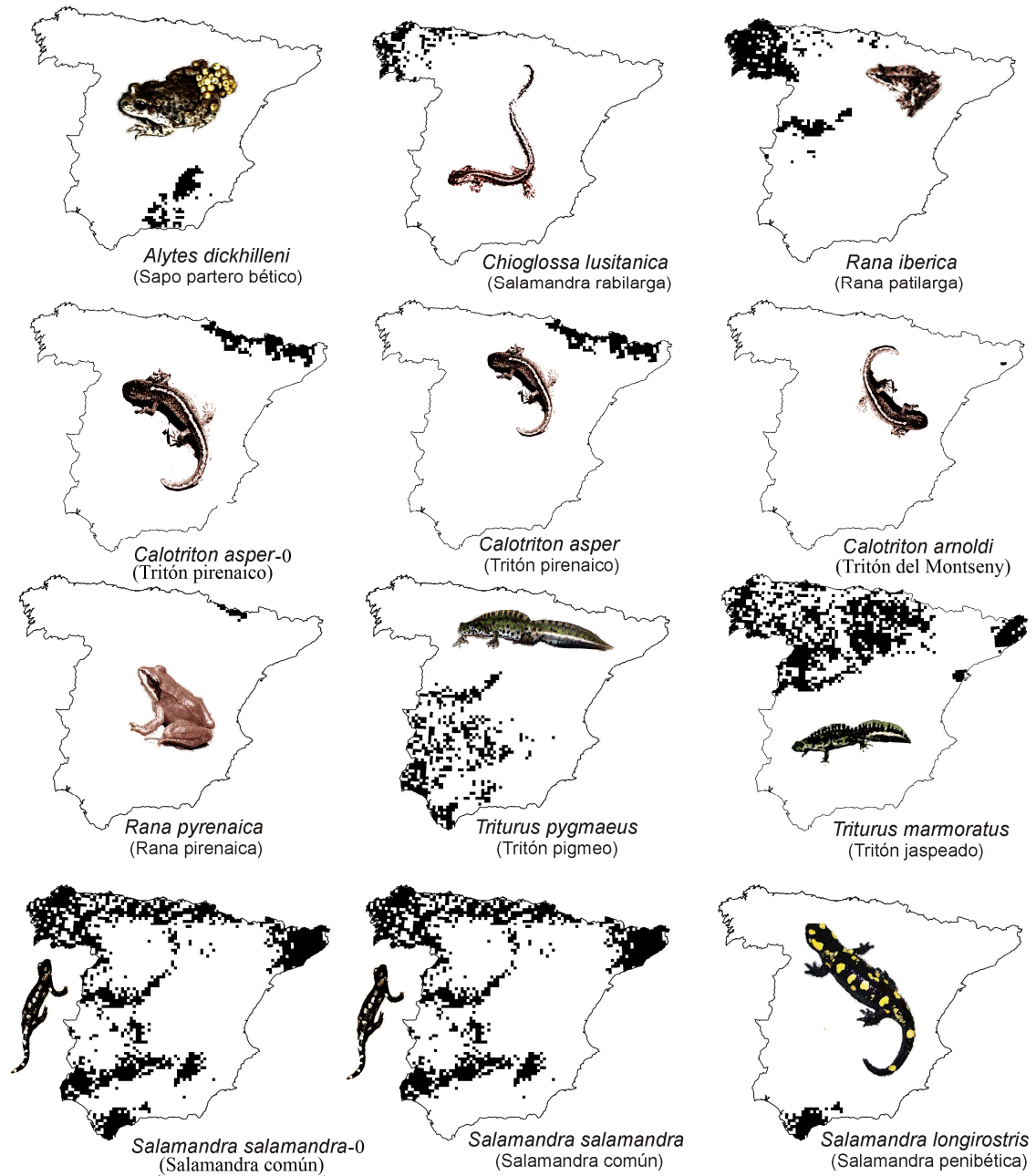


Figura 2.2 Distribución de las especies de vertebrados usadas para la elaboración de la presente tesis doctoral.

Reptiles

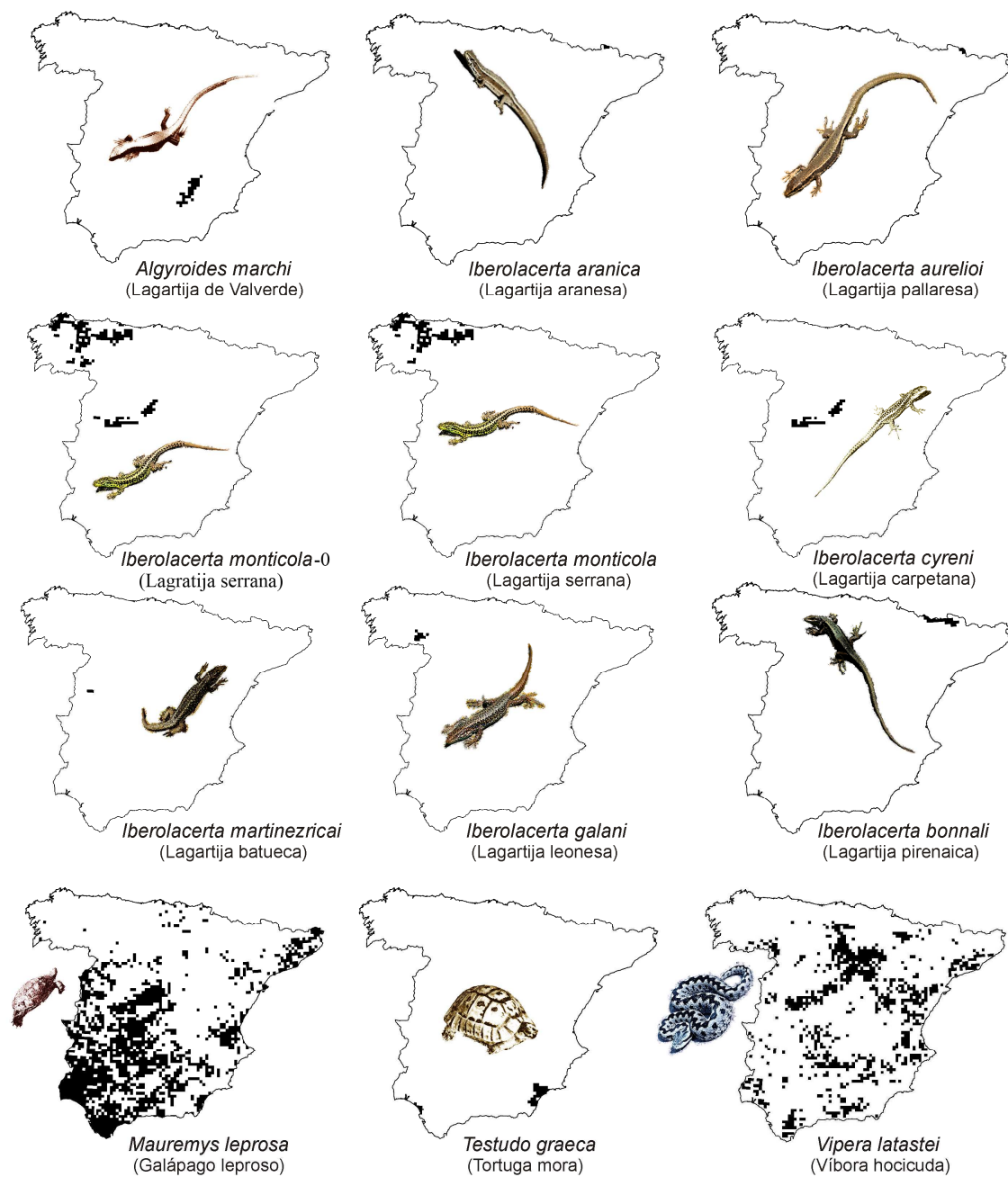


Figura 2.2 Continuación.

Aves



Figura 2.2 Continuación.

Mamíferos

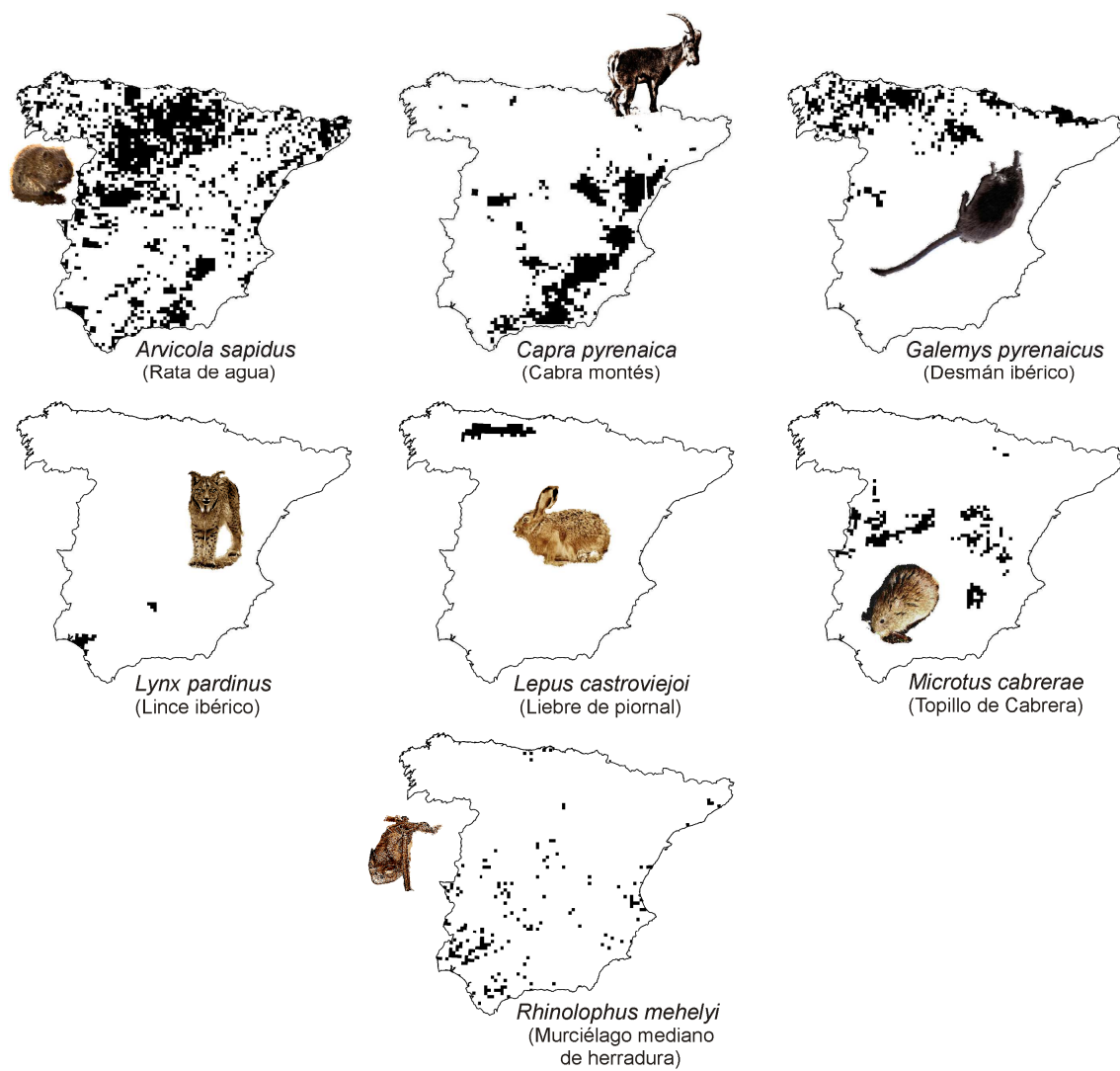


Figura 2.2 Continuación.

Tabla 2.1. Especies seleccionadas para los análisis. Con la terminación “-0” se indica la especie tal como era considerada antes de la subdivisión en varias especies. Criterios de amenaza según UICN: LC, preocupación menor; NT, casi amenazada; VU, vulnerable a la extinción; EN, en peligro de extinción; CR, en peligro crítico de extinción.

ID	Vertebrados	Abreviaturas	Nombre vulgar	Categoría Amenaza (UICN)	Presencias
Anfibios					
1	<i>Alytes dickhilleni</i>	<i>Alydic</i>	Sapo partero bético	VU***	135
2	<i>Chioglossa lusitanica</i>	<i>Chiolus</i>	Lagartija colilarga	VU	167
3	<i>Calotriton asper-0</i>	<i>Calasp-0</i>	Tritón Pirenaico	NT*	186
4	<i>Calotriton asper</i>	<i>Calasp</i>	Tritón pirenaico	NT	184
5	<i>Calotriton arnoldi</i>	<i>Calarn</i>	Tritón del Montseny	CR	2
6	<i>Rana iberica</i>	<i>Ranibe</i>	Rana patilarga	VU	473
7	<i>Rana pyrenaica</i>	<i>Ranpyr</i>	Rana pirenaica	VU	24
8	<i>Salamandra salamandra-0</i>	<i>Salsal-0</i>	Salamandra común	VU	1409
9	<i>Salamandra salamandra</i>	<i>Salsal</i>	Salamandra común	VU	1315
10	<i>Salamandra longirostris</i>	<i>Sallong</i>	Salamandra penibética	VU	94
11	<i>Triturus marmoratus</i>	<i>Trimar</i>	Tritón jaspeado	LC****	1046
12	<i>Triturus pygmaeus</i>	<i>Tripyg</i>	Tritón pigmeo	VU	466
Reptiles					
13	<i>Algyroides marchi</i>	<i>Algmar</i>	Lagartija de Valverde	VU	30
14	<i>Iberolacerta bonnali</i>	<i>Ibebon</i>	Lagartija Pirenaica	VU	25
15	<i>Iberolacerta monticola-0</i>	<i>Ibemon-0</i>	Lagartija Serrana	VU	169
16	<i>Iberolacerta monticola</i>	<i>Ibemon</i>	Lagartija serrana	VU	128
17	<i>Iberolacerta cyreni</i>	<i>Ibecyr</i>	Lagartija carpetana	VU	39
18	<i>Iberolacerta galani</i>	<i>Ibegal</i>		NT	10
19	<i>Iberolacerta matinezricai</i>	<i>Ibemar</i>	Lagartija batueca	CR	2
20	<i>Iberolacerta aranica</i>	<i>Ibeara</i>	Lagartija aranesa	EN	3
21	<i>Iberolacerta aurelioi</i>	<i>Ibeaur</i>	Lagartija pallaresa	EN	5
22	<i>Mauremys leprosa</i>	<i>Maulep</i>	Galápago leproso	VU	1427
23	<i>Testudo graeca</i>	<i>Tesgra</i>	Tortuga mora	EN	38

24	<i>Vipera latastie</i>	<i>Viplat</i>	Víbora hocicuda	NT***	868
Aves					
25	<i>Aquila adalberti</i>	<i>Aquada</i>	Águila imperial ibérica	EN	163
26	<i>Apus caffer</i>	<i>Apucaf</i>	Vencejo cafre	VU	62
27	<i>Aquila fasciata</i>	<i>Aqufas</i>	Águila azor perdicera	LC***	820
28	<i>Aegypius monachus</i>	<i>Aegmon</i>	Buitre negro	VU	151
29	<i>Cercotrichas galactotes</i>	<i>Cergal</i>	Alzacola	EN	414
30	<i>Chersophilus duponti</i>	<i>Chedup</i>	Alondra de Duponti	EN	233
31	<i>Emberiza schoeniclus</i>	<i>Embsho</i>	Escribano palustre	LC**	118
32	<i>Fulica cristata</i>	<i>Fulcri</i>	Focha cornuda	CR	26
33	<i>Oxyura leucocephala</i>	<i>Oxyleu</i>	Malvasía cabeciblanca	EN	57
34	<i>Pterocles alchata</i>	<i>Ptealc</i>	Ganga ibérica	VU	477
35	<i>Pterocles orientalis</i>	<i>Pteori</i>	Ganga ortega	VU	864
36	<i>Tetrao urogallus</i>	<i>Teturo</i>	Urogallo	LC**	141
37	<i>Tetrax tetrax</i>	<i>Tettet</i>	Sisón común	VU	1339
Mamíferos					
38	<i>Arvicola sapidus</i>	<i>Arvsap</i>	Rata de agua	VU	1498
39	<i>Capra pyrenaica</i>	<i>Cappyr</i>	Cabra montés	LC***	637
40	<i>Galemys pyrenaicus</i>	<i>Galpyr</i>	Desmán ibérico	VU	429
41	<i>Lynx pardinus</i>	<i>Lynpar</i>	Lince ibérico	CR	27
42	<i>Lepus castroviejo</i>	<i>Lepcas</i>	Liebre de piornal	VU	63
43	<i>Microtus cabrerae</i>	<i>Miccab</i>	Topillo de Cabrera	VU	220
44	<i>Rhinolophus mehelyi</i>	<i>Rhimeh</i>	Murciélago mediano de herradura	EN	165

* Se seleccionó para los análisis debido a que, aunque no está actualmente amenazada según los criterios de la UICN, algunos autores consideran que debería estarlo por su imitada distribución endémica pirenaica (ver Montori & Llorente, 2008).

** Se seleccionó para los análisis debido a que, aunque las especies *Tetrao urogallus* y *Emberiza schoeniclus* no se encuentran actualmente amenazadas según los criterios de la UICN, el total de la poblaciones de ambas especies en España forman parte de subespecies endémicas muy amenazadas —*T. urogallus cantabricus* (EN); *T. urogallus aquitanicus* (EN); *E. schoeniclus lusitanica* (CR); *E. schoeniclus witherbyi* (EN)—.

*** Se seleccionaron para los análisis del capítulo 5, a pesar de que tres de ellas no se consideran amenazadas según los criterios de la UICN, por tratarse de especies de montaña y por ello especialmente sensibles a cambios en su sistema ecológico, como un cambio climático.

**** Se seleccionó para el análisis de la ambigüedad taxonómica en el capítulo 7.

2.1.3 Variables ambientales

Los modelos de distribución de los vertebrados seleccionados se han realizado en función de un conjunto de variables descriptoras de las condiciones ambientales: situación espacial, topografía, clima y actividad humana (Tablas 3.1; 4.1; 5.2; 6.1; 7.1 y 8.1 de los respectivos capítulos). Las variables han sido elegidas por su disponibilidad para el territorio estudiado, así como por su potencial predictivo, asumiéndose su correlación con factores que afectan a la fisiología de las especies (Barbosa *et al.*, 2006). Bolliger *et al.* (2000) argumentaron que, a escala regional, los modelos basados en correlaciones producen predicciones robustas incluso cuando las especies no están exactamente en equilibrio con su ambiente.

Las variables espaciales, topográficas y de influencia humana han sido tomadas de Barbosa *et al.* (2003), Barbosa (2006) y Muñoz *et al.* (2005).

2.1.3.1 Variables espaciales

El uso de variables espaciales en los modelos permite conocer la existencia de tendencias geográficas que no pueden ser completamente explicadas por las variables ambientales consideradas (Barbosa, 2010). Para las variables espaciales o geográficas, latitud (La) y longitud (Lo) se ha considerado el análisis polinomial de superficie de la tendencia (en adelante "trend-surface", Legendre & Legendre, 1998), que incluye el cuadrado y el cubo de dichas variables, además de la interacción entre ellas (Lo, Lo2, Lo3, La, La2, La3, LaLo, La2Lo, LaLo2). Dicha combinación de variables revela el patrón espacial de la distribución actual de las especies. La información que aporta se interpreta como una influencia de la propia dinámica poblacional de la especie, o bien del origen geográfico de la especie, sobre la existencia de autocorrelación en la distribución actual (Legendre, 1993).

2.1.3.2 Variables topográficas

Las variables topográficas permiten conocer si hay alguna relación entre la estructura topográfica del territorio y la distribución de las especies. La altitud,

pendiente, orientación oeste y orientación sur son las variables topográficas utilizadas en los distintos capítulos. Todas ellas están relacionadas entre sí, aunque poseen importantes matices que las diferencian. La altitud detecta si la especie tiene preferencia por zonas emplazadas a una altura determinada, mientras la pendiente detecta si la tiene por zonas donde exista un desnivel del terreno determinado. Además, la pendiente se relaciona con el tamaño de las cuencas, ya que cuanto mayor es una cuenca, menor es la pendiente media (Wall *et al.*, 2004). Orientación oeste y sur son variables destinadas a detectar si la especie se rige por una orientación espacial determinada, como ocurre en el caso del pinsapo o abeto andaluz (*Abies pinsapo*) que ocupa sólo las laderas de umbría con orientación norte (Linares & Carreira, 2006). La elevación y la pendiente se han calculado a partir del modelo digital de altitudes GTOPO30 (US Geological Survey, 1996), con una resolución espacial de 30" x 30" (alrededor de 1 x 1 km²). El grado de exposición u orientación hacia sur (OrS) y hacia el oeste (OrW) ha sido calculado a partir de GlobDEM50, con una resolución espacial de 3" x 3" (alrededor de 100 x 100-m) basado en datos brutos del Shuttle Radar Topography Misión (STRM) (Farr & Kobrick, 2000).

Para evaluar el efecto de la altitud y la pendiente se han incluido además sus valores elevados al cuadrado, con el fin de detectar una posible relación unimodal de la distribución de las especies con respecto a dichas variables.

2.1.3.3 Variables climáticas

Según el Instituto Nacional de Meteorología (2007), actualmente Agencia Estatal de Meteorología (AEMET), la generación de proyecciones climáticas regionalizadas debe ser consistente con el marco general proporcionado por el informe especial sobre escenarios de emisiones elaborado por el IPCC (Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático, siglas en inglés), y con los informes de evaluación del mismo (IPCC, 2000; 2007).

Las variables climáticas (temperaturas y precipitaciones) utilizadas aquí han sido obtenidas de los datos suministrados por la AEMET. Se han utilizado los datos generados a partir de proyecciones climáticas regionalizadas elaborados por el IPCC sobre el Cambio Climático, 2000 (IPCC, 2000). Para ello, el IPCC generó modelos

climáticos con los que obtener las predicciones diarias de precipitaciones y temperaturas. Dichos modelos fueron proyectados, para su validación por comparación, al periodo 1960-1990, con valores conocidos para dichas variables. Una vez se comprobó que los valores predichos por los distintos modelos de circulación se correspondían de forma general a los valores conocidos, se generaron las proyecciones de futuro para periodos de 30 años a lo largo del siglo XXI. Los modelos de distribución realizados en la presente tesis han sido entrenados con valores climáticos derivados de las distintas proyecciones existentes, para cada modelo de circulación, en el periodo 1960-1990. Se ha elegido esta opción con el fin de que los modelos de distribución puedan ser proyectados correctamente hacia el futuro, de acuerdo con las predicciones climáticas realizadas por el IPCC en función de los mismos modelos de circulación.

El IPCC estableció cuatro familias de escenarios de emisiones; A1, A2, B1 y B2. Las familias de escenarios de emisiones **A** describen una socioeconomía con tecnologías eficientes, mientras la familia de escenarios **B** describen una socioeconomía que además incluye medidas para paliar el efecto del cambio climático sobre el medio ambiente. Por otro lado, las familias de escenarios de emisiones **1** se basan en un desarrollo económico global, mientras las familias de escenarios de emisiones **2** se basan en un desarrollo económico local y regional.

A1. Esta familia de escenarios describe un mundo futuro con un rápido crecimiento económico, una población mundial que alcanza su valor máximo hacia mediados del siglo XXI y disminuye posteriormente, y una rápida introducción de tecnologías nuevas y más eficientes. Sus características distintivas más importantes son: la convergencia entre regiones, la creación de capacidad y el aumento de las interacciones culturales y sociales, acompañadas de una notable reducción de las diferencias regionales en cuanto a ingresos por habitante.

A2. Escenarios de crecimiento regional. Esta familia de escenarios describe un mundo heterogéneo. Prevé la autosuficiencia y la preservación de las identidades locales. Los perfiles de fertilidad en las distintas regiones tienden a converger muy lentamente, lo cual da lugar a un crecimiento constante de la población. El desarrollo económico tiene una orientación básicamente regional, y el crecimiento económico por habitante así como el cambio tecnológico están más fragmentados y son más lentos que en otras familias de escenarios.

B1. La familia de escenarios B1 describe un mundo convergente con una misma población mundial que alcanza un máximo hacia mediados del siglo y desciende posteriormente. En esto se asemeja a la línea evolutiva A1, pero con rápidos cambios de las estructuras económicas orientados a una economía de servicios y de información, acompañados de una utilización menos intensiva de los materiales y de la introducción de tecnologías limpias con un aprovechamiento eficaz de los recursos. En los escenarios B1 se da preponderancia a las soluciones de orden mundial encaminadas a la sostenibilidad económica, social y medioambiental, así como a una mayor igualdad, pero en ausencia de iniciativas adicionales en relación con el clima.

B2. Se trata de escenarios de crecimiento poblacional. Esta familia de escenarios describe un mundo en el que predominan las soluciones locales a la sostenibilidad económica, social y ambiental. Describe un mundo cuya población crece de forma continua, a un ritmo menor que en los escenarios A, con niveles medios de desarrollo económico y cambios tecnológicos menos rápidos y más diversos que las líneas evolutivas A1 y B1. Esta familia de escenarios está orientada hacia la protección ambiental y la igualdad social a niveles local y regional.

Las cuatro familias se ordenan de la siguiente forma, en función de la cantidad de emisión de dióxido de carbono (CO_2) entre los años 1990 y 2100: $A1 > A2 > B2 > B1$. Estas diferencias se predicen más notables, sobre todo, a partir del año 2050.

La AEMET cedió al Departamento de Biología Animal de la Universidad de Málaga una base de datos extensa con variables de cambio climático para España, asociada al Informe de Generación de escenarios regionalizados de cambio climático para España (Instituto Nacional de Meteorología, 2007). La base de datos incluye los valores diarios de temperatura máxima y mínima y de precipitación media predichos, según los cuatro modelos de emisiones descritos, para los períodos 1960-1990, 2011-2040, 2041-2070 y 2071-2100. No se han utilizado aquí los actuales escenarios, propuestos por el IPCC en el informe de 2013, por dos razones. En primer lugar, dicho informe ha sido publicado cuando los análisis presentados en la presente tesis doctoral estaban prácticamente finalizados. Además, no existen aún datos regionalizados específicamente para España.

Para el desarrollo de este trabajo se han considerado dos modelos globales de circulación atmosférica: ECHAM4-OPYC, o modelo acoplado atmósfera-océano del Instituto Max Planck de Meteorología versión 4 (Alemania); y CGCM2, del centro Canadiense del Clima. Así mismo, se han considerado los escenarios de emisiones A2 y B2, correspondientes a los escenarios de emisiones medias altas y medias bajas, respectivamente (Nakićenović *et al.*, 2000; Brunet *et al.*, 2007). Los modelos ECHAM4 y CGCM2 se restringen a las tendencias recientes de las variables temperatura y precipitación, ya que para ellas se han estimado las proyecciones regionalizadas de cambio climático para el siglo XXI mediante algoritmos empíricos y haciendo uso de las series de temperatura y precipitaciones de la base de la AEMET. Los datos originales proporcionados por ésta se distribuyen según una rejilla con 203 puntos espaciados longitudinal y latitudinalmente unos 50 y 60 km, respectivamente, y distribuidos por el territorio de España peninsular. Para cada uno de estos puntos, y para cada periodo y escenario, se han calculado cinco variables de precipitación media (anual y relativa a cada una de las cuatro estacionales), y siete variables de temperaturas máximas medias (anual, de enero, de julio, y relativa a cada una de las cuatro estacionales). Los valores de cada variable en los 203 puntos se han sometido a un proceso de interpolación espacial, con el fin de obtener mapas en formato ráster con resolución espacial de 1 x 1-km. Esto se ha realizado mediante el método Kriging, incluido entre las herramientas de análisis geoespacial de ArcGIS 9.2. Finalmente, se han calculado los valores medios en cada unidad geográfica del presente estudio: 5156 cuadrículas de UTM de 10 x 10-km.

2.1.3.4 Variables de uso y cobertura del suelo, y otros descriptores de la influencia humana

Las variables de uso y cobertura del suelo se han extraído del mapa *Corine Land Cover* de 2001, actualizado para 2006. Dicha capa contiene información geográfica sobre las clases de uso de suelo para España clasificadas en: superficies artificiales — fábricas, industrias, minería y zonas verdes—, áreas agrícolas, bosques y áreas seminaturales, superficies inundadas, y cuerpos de agua. La base de datos sobre uso y cobertura del suelo ha sido completada a partir del *mapa forestal nacional* y del *sistema integrado de información del agua* para España (fuentes en la Tabla 5.2). La

información de origen vectorial ha sido rasterizada para trasladar la información, inicialmente contenida en polígonos espaciales, a celdillas de 1 x 1-km. Esta información ha servido como base para extraer variables sobre uso y cobertura del suelo en las cuadrículas de UTM 10 x 10-km, usadas en los capítulos 4 y 5. Para ello se han utilizado las herramientas de estadísticas zonales del software ArcMap 9.2.

Por otro lado, siguiendo una metodología similar, se han extraído variables de cobertura de usos de suelo a partir del *mapa de usos y coberturas vegetales de Andalucía 1956–1999–2003* para los análisis del capítulo 3. Concretamente, se han extraído valores sobre la presencia/ausencia del uso o cobertura, la proporción del área ocupada, y la distancia mínima hasta cada uso o cobertura (ver detalles en el capítulo 3).

Variables que describen la distancia a las autopistas, distancia a centros urbanos con más de 100.000 y 500.000 (IGN, 1999), y la densidad de población (Oak Ridge National Laboratory, 2001), han sido utilizadas también en los distintos capítulos.

2.1.3.5 Variables bioclimáticas

La bioclimatología es la ciencia que estudia la relación entre el clima y la distribución de los seres vivos (López & López, 2008). En los capítulos 5 y 8 se han incluido, entre las variables climáticas habituales, variables bioclimáticas cuyo objetivo es establecer las relaciones entre el clima y la distribución de los seres vivos. Estas variables tienen en cuenta algunos de los requisitos fisiológicos necesarios para que se produzca cierto nivel de actividad biológica en un territorio. A continuación se describen las variables bioclimáticas consideradas:

2.1.3.5.1 Temperatura mínima absoluta (T_{\min})

Es una medida de la temperatura mínima a la cual las especies son sensibles. Así, T_{\min} es la temperatura mínima absoluta calculada a partir de las temperaturas medias del mes más frío de un año (enero), ajustada mediante la ecuación siguiente (Prentice *et al.*, 1992, según los valores medidos por Woodward, 1988, a los que son sensibles las plantas leñosas):

$$T_{\min}=0.006 * [tm1] + 1.316 * [tm1] - 21.19,$$

donde *tm1* son valores medios de temperatura del mes más frío en un año, en nuestro caso, enero.

2.1.3.5.2 Índice de continentalidad (IC)

El IC cuantifica la amplitud de la oscilación térmica anual calculando el intervalo térmico entre las temperaturas medias mensuales más altas (julio) y más bajas del año (enero). Expresa la diferencia, en grados centígrados, entre las temperaturas medias mensuales más altas y más bajas del año (López & López, 2008):

$$IC=tm_{\max} - tm_{\min},$$

donde *tm_{max}* son las temperaturas medias mensuales más altas del año, julio.

donde *tm_{min}* son las temperaturas medias mensuales más bajas del año, enero.

2.1.3.5.3 Temperaturas positivas (Tp0 y Tp5)

Se centran en los meses en los que la energía térmica está disponible para el ecosistema (López & López, 2008). Tp0 y Tp5 son el sumatorio de las temperaturas medias mensuales de aquellos meses cuya temperatura superó los 0 °C y 5 °C, respectivamente:

$$Tp0 = \sum Ti (Ti > 0),$$

$$Tp5 = \sum Ti (Ti > 5),$$

donde *Ti* indica la temperatura media mensual, *i*: 1 =enero, ... , 12 = diciembre.

2.1.3.5.4 Precipitaciones positivas (Pp0 y Pp5)

Estos índices tienen en cuenta que, para el desarrollo de la vida, son importantes las precipitaciones que acaecen cuando las temperaturas permiten la actividad vital, es decir, cuando la temperatura media mensual es superior a cero grados centígrados (López & López, 2008). Pp0 y Pp5 son la suma de las precipitaciones medias de los meses del año cuya temperatura media mensual sea superior a 0 °C y 5 °C, respectivamente:

$$Pp0 = \sum P_i (T_i > 0^\circ\text{C}),$$

$$Pp5 = \sum P_i (T_i > 5^\circ\text{C}),$$

donde P_i indica la precipitación media mensual, i : 1 = enero, ..., 12 = diciembre.

2.1.3.5.5 Índice ombrotérmico anual (Io)

El Io mide el confort hídrico para la vida en la tierra al calcular la proporción entre energía térmica y cantidad de agua disponible para la vida. Relaciona la precipitación con la temperatura, usando para ello los índices de temperatura y precipitación positivas (López & López, 2008):

$$Io = Pp0 / Tp0,$$

$$I5 = Pp5 / Tp5,$$

donde $Pp0$ y $Pp5$ indican la suma de las precipitaciones medias de los meses del año cuya temperatura mensual sea superior a 0 °C y 5 °C, respectivamente, y $Tp0$ y $Tp5$ la suma de las temperaturas medias de los meses del año cuya temperatura mensual sea superior a 0 °C y 5 °C, respectivamente.

2.1.3.5.6 Días de crecimiento (GDD, del inglés “Growing Degree Days”)

La variable GDD mide la relación entre el rango de desarrollo de una planta y la temperatura, siendo un índice de energía disponible para la finalización del ciclo de vida anual (Woodward, 1987; Prentice *et al.*, 1992):

$$GDD = \sum \max \{0, (T_m - T_t)\},$$

siendo T_m la temperatura media diaria y T_t el umbral mínimo de temperatura necesario para que se de el crecimiento vegetal.

Si consideramos el umbral mínimo de temperaturas más comúnmente usado, que es 0 °C (Woodward & Rocherfort, 1991), tenemos que:

$$GDD_0 = \sum \max \{0, (T_m - 0)\}$$

Si consideramos el umbral mínimo de temperaturas de 5°C, considerado más significativo para el crecimiento de las plantas en Europa (Pearson *et al.*, 2002):

$$GDD_5 = \sum \max \{0, (T_m - 5)\}$$

2.1.4 Modelación espacial a través de la función de favorabilidad

La Función de Favorabilidad (FF) ha sido desarrollada por Real *et al.* (2006) como una forma de calcular el grado en que un determinado ambiente proporciona condiciones favorables para la presencia de una especie. Es un algoritmo matemático diseñado para la modelación de la distribución de las especies, que presenta ventajas con respecto a otros algoritmos como la regresión logística (Kleinbaum & Klein, 2010), los Modelos Aditivos Generalizados (GAM) (Yee & Mitchell, 1991, los Modelos de Máxima Entropía (MaxEnt) (Phillips *et al.*, 2006) y otros. Con respecto a la regresión logística, la FF presenta la ventaja de proporcionar un resultado independiente de la probabilidad estocástica de encontrar una especie en una localidad, la cual viene condicionada por el tamaño relativo de su distribución en el área de estudio, o prevalencia (Hosmer & Lemeshow, 1989; Real *et al.*, 2006; Acevedo & Real, 2012); en cambio el valor de favorabilidad para una especie en una localidad es dado en función,

únicamente, del conjunto de variables utilizadas para la construcción del modelo. Si la regresión logística proporciona la probabilidad de que una especie se encuentre en un lugar, la FF indica en qué grado dicha probabilidad difiere de lo esperado por azar (Acevedo & Real, 2012). Sin embargo, como se verá a continuación, la FF está íntimamente ligada a la probabilidad proporcionada por la regresión logística, compartiendo así con ésta muchas de sus propiedades y el amplio conocimiento que se tiene de su comportamiento matemático y estadístico. No en vano, la regresión logística es un método repetidamente utilizado, en numerosos campos de la ciencia, desde que su uso fue propuesto por Barlett (1937). Frente a algoritmos muy utilizados para la modelación espacial, como GAM y MaxEnt, la FF elude el excesivo sobreajuste de los resultados con respecto a las presencias utilizadas para entrenar el modelo, y por tanto las consiguientes dificultades derivadas de éste en relación con la transferencia espacial o temporal del modelo (Randin *et al.*, 2006; Peterson *et al.*, 2007). Entre las propiedades más importantes de la FF se encuentran: (1) la posibilidad de comparación directa entre modelos obtenidos para diferentes especies (Estrada *et al.*, 2008; Barbosa *et al.* 2010), propiedad derivada de su independencia con respecto a la prevalencia; y (2) la combinación de diferentes modelos mediante el uso de la lógica difusa (Barbosa & Real, 2012). La lógica subyacente a los conjuntos difusos establece que la pertenencia de cualquier elemento a un conjunto no es completamente falsa ni verdadera, y en cambio existe una función de pertenencia que asigna, a cada elemento, un número real en el intervalo $[0, 1]$ (Zadeh, 1965). El grado de pertenencia describe así el grado en que el elemento cumple las condiciones para pertenecer al conjunto difuso. Aplicado a la FF, cada localidad dentro del área de estudio pertenece en cierto grado, dentro del rango $[0, 1]$, al conjunto de localidades favorables para la presencia de una especie.

Con el fin de exponer la FF, se ha considerado de interés didáctico profundizar antes en las características de la regresión logística. La regresión logística se encuentra entre las técnicas más utilizadas para la modelación de la distribución de las especies. Ésta relaciona una variable dependiente binaria (presencia/ausencia de la especie) con una o más variables independientes (variables ambientales), ya sean continuas o discretas (Hosmer & Lemeshow, 1989). La regresión logística se encuadra entre los modelos lineales generalizados (GLM) (Crosbie & Hinch, 1985), permitiendo así realizar inferencias inductivas según una muestra de datos a partir del análisis de su relación, en las localidades muestreadas, con los valores de un conjunto de variables

predictoras. Los GLM han sido una técnica ampliamente utilizada en modelación (Bustamante, 1997; Brito *et al.*, 1999; Texeira *et al.*, 2001; Barbosa *et al.*, 2003; Castro *et al.*, 2008; Muñoz *et al.*, 2005; Márquez *et al.*, 2011). El GLM más común es la regresión lineal, que relaciona una variable dependiente (y) con un conjunto de variables independientes a través de la siguiente ecuación:

$$y = \alpha + \beta_1 x_1 + \beta_2 x_2 + \dots + \beta_n x_n,$$

donde α es una constante y $\beta_1, \beta_2, \dots, \beta_n$ son los coeficientes de las n variables x_1, x_2, \dots, x_n incluidas en el modelo (Tabachnick & Fidell, 1996). La regresión logística integra una función lineal y como la que se muestra (la cual recibe el nombre de "logit") en una función "de conexión" que da, como resultado de la combinación de las variables en la función logit, valores de probabilidad estándares entre 0 y 1:

$$P = \frac{e^y}{1 + e^y},$$

donde P es la probabilidad de presencia de la especie, e el número e , e y la ecuación de regresión obtenida.

Como se ha indicado anteriormente, uno de los problemas más destacados a la regresión logística es el hecho de que su resultado sea sensible a la proporción de presencias, o prevalencia, de la especie en el territorio de estudio (Hosmer & Lemeshow, 1989; Barbosa, 2010), ya que, por su simetría, su punto de inflexión se corresponde con un valor de 0.5 de probabilidad. Éste es el umbral sobre el cual el modelo predice las presencias. Debido a ello, cuando las proporciones de presencias y ausencias en la muestra no son iguales, el resultado se desvía hacia el extremo que presenta un mayor número de casos (Rojas *et al.*, 2001). Desde ese momento, la función deja de ser comparable con la de especies con prevalencia diferente, y no refleja únicamente las condiciones ambientales óptimas para la especie según los predictores.

La FF (Barbosa *et al.*, 2003; Real *et al.*, 2006; Acevedo *et al.*, 2012) incorpora a la función de regresión logística la proporción de presencias y ausencias en la muestra analizada, produciendo valores que sólo dependen de las variables ambientales:

$$F = \frac{\frac{P}{(1-P)}}{\frac{n_1}{n_0} + \frac{P}{(1-P)}} = \frac{e^y}{\frac{n_1}{n_0} + e^y},$$

donde P indica la probabilidad de presencia de la especie, e el número e , y la ecuación de regresión obtenida y n_1/n_0 la proporción de presencias/ausencias en la muestra analizada. Así, el valor de favorabilidad de 0.5 se corresponde con las condiciones ambientales que producen la misma probabilidad que la esperada por azar. Igualmente, corresponde siempre al mismo umbral ambiental independientemente de la proporción de presencias en la muestra.

2.1.5 El control del error de tipo I

La teoría estadística predice un incremento de descubrimientos falsos debido al elevado número de variables incluidas en estos análisis, por lo que a mayor número de variables, mayor aumento del error de tipo I o del riesgo de aceptar una hipótesis falsa. En modelos de distribución en los que se dispone de numerosas variables potencialmente predictoras de la presencia o ausencia de la especie, el elevado número de variables puede causar la incorporación de algunas de éstas por puro azar. Por ello, siguiendo la recomendación de García (2003), en la presente tesis se ha controlado este tipo de error evaluando la tasa de descubrimientos falsos (FDR, del inglés False Discovery Rate) propuesta por Benjamini & Hochberg (1995). La FDR se corresponde con la proporción esperada de hipótesis falsas aceptadas. Antes de construir un modelo se han efectuado regresiones logísticas considerando cada una de las variables predictoras propuestas por separado, y se ha calculado así el nivel de significación individual de cada variable a la hora de explicar las presencias y ausencias de la especie. El procedimiento de Benjamini & Hochberg (1995) señala la significación mínima requerida a una variable para garantizar que su inclusión en el modelo no venga determinada por el error de tipo I. Por ello, se han eliminado del análisis las variables cuya significación no supera el valor requerido por la FDR. A continuación se ha construido el modelo efectuándose la selección por pasos sólo con las variables restantes.

2.1.6 Modelos basados en la regresión por pasos

De forma general, en el proceso de obtención de los modelos, tras el control del error tipo I a partir del FDR, se ha aplicado la regresión múltiple por pasos hacia adelante, una herramienta ampliamente utilizada en modelación (Texeira *et al.*, 2001; Araújo & Pearson, 2005; Márquez *et al.*, 2011). En el primer paso, el procedimiento selecciona, de entre un conjunto de variables independientes, la variable con la relación más significativa con respecto a la distribución de la especie. En pasos sucesivos, se añade al modelo la variable más significativamente relacionada con los residuos no explicados en el paso anterior, hasta que ninguna variable incrementa significativamente la capacidad predictiva significativa del modelo (Legendre & Legendre, 1998). En la presente tesis se ha utilizado el procedimiento por pasos "hacia adelante y hacia atrás". Así, antes de añadir una nueva variable al modelo, se evalúa la posibilidad de mejorar su capacidad predictiva mediante la eliminación de alguna variable introducida en un paso anterior.

2.1.7 Criterios de evaluación de los modelos

De forma general, en los distintos capítulos se han utilizado índices diversos para evaluar los modelos de distribución. Los índices principales son medidas de la capacidad de clasificación y de discriminación del modelo, así como de parsimonia. Para evaluar la capacidad de clasificación de los modelos se han empleado la sensibilidad, la especificidad, los errores de omisión y de comisión, la tasa de clasificación correcta (CCR, del inglés "Correct Classification Rate"), y el índice Kappa de Cohen:

- La sensibilidad es la proporción de presencias correctamente predichas por el modelo.
- La especificidad es la proporción de ausencias correctamente predichas.
- Los errores de omisión es la proporción de presencias observadas pero no predichas.
- El error de comisión es la proporción de ausencias predichas como presencias.

- El CCR es la proporción de localidades predichas correctamente como presencias o ausencias.
- El índice Kappa de Cohen (1960) es una medida de la proporción de clasificaciones correctas no atribuibles al azar (Fielding & Bell, 1997). Expresa la mejor correspondencia posible no debida al azar entre dos variables cualitativas (presencia y ausencia, predicha y observada).

Las medidas de sensibilidad, especificidad, omisión, comisión, CCR y Kappa se han basado en el umbral de favorabilidad de 0.5. Debido a que la favorabilidad es independiente de la prevalencia, el valor 0.5 es próximo al valor de favorabilidad en la que la sensibilidad y la especificidad son iguales.

La capacidad de discriminación de los modelos se ha estimado utilizando el área bajo la curva ROC (AUC, del inglés “Area Under the Curve”). El AUC es una medida de evaluación independiente de cualquier umbral de favorabilidad (Hosmer & Lemeshow, 2000), y mide el grado en que una especie se restringe a una parte del rango de variación de los predictores. No es una medida fiable de la exactitud de los resultados del modelo (Lobo *et al.*, 2008). Sin embargo, una mayor capacidad de discriminación puede implicar una mayor precisión en la descripción de la distribución de una especie cuando se comparan modelos de la misma especie en el mismo área de estudio.

Finalmente, el grado de parsimonia de los modelos se ha estimado mediante el criterio de información de Akaike (AIC, del inglés “Akaike Information Criterion”) (Akaike, 1973).

2.2 Referencias bibliográficas

- Acevedo, P. & Real, R. 2012. Favourability: concept, distinctive characteristics and potential usefulness. *Naturwissenschaften*, 99: 515–522.
- Akaike, H. 1973. Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. In: *Proceedings of the Second International Symposium on Information Theory*, ed. B.N. Petrov & F. Csaki. Budapest, Hungary: Akademiai Kiado, 267–281 pp.
- Andersen, M. C., Adams, H., Hope, B. & Powell, M. 2004. Risk assessment for invasive species. *Risk Analysis*, 24: 787–793.
- AEMET, 2007. Agencia Estatal de Meteorología of Spain. Ministerio de Medio Ambiente. Available at: http://www.aemet.es/es/elclima/cambio_climat/escenarios (accessed June 2007).
- Araújo, M. B., Alagador, D., Cabeza, M., Nogués-Bravo, D. & Thuiller, W. 2011. Climate change threatens European conservation areas. *Ecology Letters*, 14: 484–492.
- Araújo, M. B. & Pearson, R. G. 2005. Equilibrium of species' distributions with climate. *Ecography*, 28: 693–695.
- Barbosa, A. M., Real, R., Olivero, J. & Vargas, J. M. 2003. Otter (*Lutra lutra*) distribution modeling at two resolution scales suited to conservation planning in the Iberian Peninsula. *Biological Conservation*, 114: 377–387.
- Barbosa, A. M. 2006. Modelación de relaciones biogeográficas entre predadores, presas y parásitos: implicaciones para la conservación de mamíferos en la Península Ibérica. Tesis doctoral. Universidad de Málaga.
- Barbosa, A. M. 2010. Memoria de tesis doctoral. Universidad de Málaga, 251 pp.
- Barbosa, A. M., Real, R. & Vargas, J. M. 2010. Use of coarse-resolution models of species' distributions to guide local conservation inferences. *Conservation Biology*, 24: 1378–1387.
- Barbosa, A. M., Real, R. 2012. Applying fuzzy logic to comparative distribution modelling: a case study with two sympatric amphibians. *Scientific World Journal*, ID 428206, doi:10.1100/2012/428206.

- Bartlett, M. S. 1937. Some Examples of Statistical Methods of Research in Agriculture and Applied Biology. Supplement to the Journal of the Royal Statistical Society, 4: 137–183.
- Bellard, C., Bertelsmeier, C., Leadley, P., Thuiller, W. & Courchamp, F. 2012. Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology Letters*, 15: 365–377.
- Benjamini, Y. & Hochberg, Y. 1995. Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B*, 57: 289–300.
- Bernis, F. 1980. Migración de las aves en el Estrecho de Gibraltar. Volumen I: Aves Planeadoras. Universidad Complutense de Madrid.
- Bolliger, J., Kienast, F. & Bugmann, H. 2000. Comparing models for distributions: concept, structures, and behavior. *Ecological Modelling*, 134: 89–102.
- Brito, J. C., Crespo, E. G. & Paulo, O. S. 1999. Modelling wildlife distributions: logistic multiple regression vs overlap analysis. *Ecography*, 22: 251–260.
- Brunet, M., Jones, P. D., Sigró, J., Saladié, O., Aguilar, E., Moberg, A., Della-Marta, P. M., Lister, D., Walther, A. & López, D. 2007. Temporal and spatial temperature variability and change over Spain during 1850–2005. *Journal of Geophysical Research Atmospheres*, 112: 1984–2012.
- Bustamante, J. 1997. Predictive models for lesser kestrel *Falco naumanni* distribution, abundance and extinction in southern Spain. *Biological Conservation*, 80: 153–160.
- Brunet, M., Casado, M. J., de Castro, M., *et al.* 2007. Generation de escenarios de cambio climático para España. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- Capel, J. J. 1981. Los climas de España. Col. Ciencias Geográficas. Oikos-Tau, Barcelona, 432 pp.
- Carvalho, S. B., Brito, J. C., Crespo, E. J. & Possingham, H. P. 2010. From climate change predictions to actions – conserving vulnerable animal groups in hotspots at a regional scale. *Global Change Biology*, 16: 3257–3270.
- Castro, A., Muñoz, R. & Real, R. 2008. Modelling the spatial distribution of the tengu's owl *Aegolius funereus* in its southwestern paleartic limit (NE Spain). *Ardeola*, 55: 71–85.
- Crosbie, S. F. & Hinch, G. N. 1985. An intuitive explanation of generalised linear models. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, 28: 19–29.

- Estrada, A., Real, R. & Vargas, J. M. 2008. Using crisp and fuzzy modelling to identify favourability hotspots useful to perform gap analysis. *Biodiversity and Conservation*, 17: 857-871.
- Farr, T. G. & Kobrick, M. 2000. Shuttle Radar Topography Mission produces a wealth of data. *Transactions of the American Geophysical Union*, 81: 583–585.
- Fielding, A. H. & Bell, J. F. 1997. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence-absence models. *Environmental Conservation*, 24: 38–49.
- Font, I. 2000. *Climatología de España y Portugal*. Ediciones Universidad de Salamanca, Salamanca, Spain.
- García, L. V. 2003. Controlling the false discovery rate in ecological research. *Trends in Ecology and Evolution*. 18: 553–554.
- Guisan, A., *et al.*, 2013. Predicting species distributions for conservation decisions. *Ecology Letters*, 16: 1424–1435.
- Hosmer, D. W. & Lemeshow, S. 1989. *Applied Logistic Regression*. John Wiley and Sons, Inc., Nueva York.
- Hosmer, D.W. & Lemeshow, S. 2000. *Applied Logistic Regression*. Second edition. New York, NY, USA: John Wiley and Sons.
- IGN, 1999. Instituto Geográfico Nacional. Mapa de carreteras de la Península Ibérica, Baleares y Canarias. Instituto Geográfico Nacional. Ministerio de Fomento. Madrid. España.
- Instituto Nacional de Meteorología. 2007. Generación de escenarios regionalizados de cambio climático para España. Primera fase. Ministerio de Medio Ambiente. Madrid, 145 pp.
- IPCC, 2000. Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático. 2000. Informe especial del IPCC. Escenarios de emisiones. Naciones Unidas.
- IPCC, 2007. Summary for policymakers climate change 2007: the physical science basis. In: Solomon S, Qin D, Manning M, Chen Z, Marquis M, Averyt KB, Tignor M, Miller HL (eds.) Contribution of working group I to the fourth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. Cambridge University Press, Cambridge.
- Kleinbaum, D. G. & Klein, M. 2010. *Logistic regression. A self-learning text*. Springer, third edition. London, 701 pp.

- Legendre, P. & Legendre, L. 1998. Numerical Ecology. Second English edition. Elsevier Science. Amsterdam.
- Li, W. J., Wang, Z. J., Ma, Z. J. & Tang, H. X. 1999. Designing the core zone in a biosphere reserve based on suitable habitats: Yancheng Biosphere Reserve and the red crowned crane (*Grus japonensis*). Biological Conservation, 90: 167–173.
- Linares, J. C. & Carreira, J. A. 2006. El pinsapo, abeto endémico andaluz. O, ¿qué hace un tipo como tú en un sitio como éste? Ecosistemas, 3: 1–21.
- Legendre, P. 1993. Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? Ecology, 74: 1659–1673.
- Legendre, P. & Legendre, L. 1998. *Numerical ecology*. 2nd English ed. Elsevier Science, Amsterdam, the Netherlands.
- Lobo, J., Jiménez-Valverde, A. & Real, R. 2008. AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. Global Ecology and Biogeography, 17: 145–151.
- López Fernández, M. L., & López F., M. S. 2008. Artículo 1: Ideas básicas de “Global Bioclimatics”, del profesor Rivas-Martínez. Guía para reconocer y clasificar las unidades bioclimáticas. Publicaciones de Biología de la Universidad de Navarra. 3–188.
- Madroño, A., González, C. & Atienza, J. C. (eds.) 2004. Libro Rojo de las Aves de España. Dirección general para la Biodiversidad-SEO/BirdLife. Madrid.
- Márquez, A. L., Real, R., Olivero, J. & Estrada, A. 2011. Combining climate with other influential factors for modelling the impact of climate change on species distribution. Climatic Change, 108: 135–157.
- Massolo, A., Della Stella, R. M. & Meriggi, A. 2007. Zoning and wild boar management: a multi-criteria approach to planning. Hystrix the Italian Journal of Mammalogy, 18: 57–68.
- Muñoz, A. R., Real, R., Barbosa, A. M. & Vargas, J. M. 2005. Modelling the distribution of Bonelli's eagle in Spain: implications for conservation planning. Diversity and Distributions, 11: 477–486.
- Muñoz A. R. & Real, R. 2006. Assessing the potential range expansion of the exotic monk parakeet in Spain. Diversity and Distributions, 12: 656–665.
- Muñoz-Díaz, D. & Rodrigo, F. 2004. Spatio-temporal patterns of seasonal rainfall in Spain (1912-2000) using cluster and principal component analysis: comparison. Annales Geophysicae, 22: 1435–1448.

- Nakićenović, N., *et al.*, 2000. Emissions scenarios. A special report of Working Group III of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge.
- Oak Ridge National Laboratory, 2001. LandScan 2000 Global Population Database, Tennessee. USA.
- Palomo, L. J., Gisbert, J. & Blanco, J. C. 2007. Atlas y libro rojo de los mamíferos terrestres de España. Dirección General para la Biodiversidad-SECEM-SECEMU, Madrid.
- Pearce, J. & Lindenmayer, D. 1998. Bioclimatic analysis to enhance reintroduction biology of the endangered helmeted honeyeater (*Lichenostomus melanops cassidix*) in southeastern Australia. *Restoration Ecology*, 6: 238–243.
- Pearson, R. G., Dawson, T. P., Berry, P. M. & Harrison, P. A. 2002. Species: a spatial evaluation of climate impact on the envelope of species. *Ecological Modelling*, 154: 289–300.
- Pearson, R. G. & Dawson, T. P. 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography*, 12: 361–371.
- Peterson, A. T., Papeş, M. & Eaton, M. 2007. Transferability and model evaluation in ecological niche modelling: a comparison of GARP and Maxent. *Ecography*, 30: 550–560.
- Phillips, S. J., Anderson, R. P. & Schapire, R. E. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190: 231–259.
- Pleguezuelos, J. M., Márquez, R. & Lizana, M. (eds.) 2004. Atlas y libro rojo de los anfibios y reptiles de España. Dirección General de Conservación de la Naturaleza-Asociación Herpetológica Española (3ª impresión), Madrid, 584 pp.
- Prentice, I. C., Cramer, W., Harrison, S. P., Leemans, R., Monserud, R. A. & Solomon, A. M. 1992. A global biome model based on plant physiology and dominance, soil properties and climate. *Journal of Biogeography*, 19: 117–134.
- Randin, C. F., Dirnböck, T., Dullinger, S., Zimmermann, N. E., Zappa, M., Guisan, A. 2006. Are niche-based species distribution models transferable in space? *Journal of Biogeography*, 33: 1689–1703.
- Real, R., Barbosa, A. M. & Vargas, J. M. 2006. Obtaining environmental favourability functions from logistic regression. *Environmental and Ecological Statistics*, 12: 237–245.

- Rojas, A. B., Cotilla, I., Real, R. & Palomo, L. J. 2001. Determinación de las áreas probables de distribución de los mamíferos terrestres en la provincia de Málaga a partir de las presencias conocidas. *Galemys*, 13(NE): 217–229.
- Rosselló, V. M. 1970. Clima y Morfología Pleistocena en el litoral Mediterráneo Español. Departamento de Geografía, 2: 79-108.
- Rosenzweig, C., *et al.*, 2008. Attributing physical and biological impacts to anthropogenic climate change. *Nature*, 453: 353–358.
- Santos, F. D. & Miranda, P. 2006. Alterações climáticas em Portugal cenários, impactos e medidas de adaptação. Projecto SIAM II. Gradiva. Lisboa.
- Segurado, P. & Araújo, A. P. R. 2004. Coexistence of *Emys orbicularis* and *Mauremys leprosa* in Portugal at two spatial scales: is there evidence of spatial segregation? *Biologia, Bratislava*, 59/Suppl., 14: 61–72.
- Texeira, J., Ferrand, N. & Arntzen, W. 2001. Biogeography of the golden-striped salamander, *Chioglossa lusitanica*: a field survey and spatial modelling approach. *Ecography*. 24: 618–624.
- Tabachnick, B. G. & Fidell, L. S. 1996. Using multivariate analysis, tercera edición. Harpercollins college publishers, Northridge, California.
- US Geological Survey, 1996. GTOPO30. Land processes distributed active archive center (LP DAAC), EROS data center. <https://lta.cr.usgs.gov/GTOPO30>.
- Wall, S. S., Berry, Jr. C. R., Blausey, C. M., Jenks, J. A. & Kopplin, C. J. 2004. Fish-habitat modeling for gap analysis to conserve the endangered Topeka shiner (*Notropis topeka*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 61: 954–973.
- Walther, G. R. 2010. Community and ecosystem responses to recent climate change. *Philosophical Transaction of the Royal Society. B-Biological Sciences*, 365: 2019–2024.
- Woodward, F. I. 1987. Climate and plant distribution. Cambridge University Press, Cambridge.
- Yee, T. W. & Mitchell N. D. 1991. Generalized additive models in plant ecology. *Journal of Vegetation Science*, 2: 587–602.
- Zadeh, L. A. 1965. Fuzzy sets. *Information and Control*, 8: 338–353.

Capítulo 3

Factores no climáticos que afectan a las especies amenazadas: las variables de uso de suelo en los modelos de distribución

Non-climatic factors that affect threatened species: land-cover variables in distribution models



Este capítulo se basa en/This chapter is based on:

David Romero, Jesús Olivero & Raimundo Real. 2012. Comparative assessment of different methods for using land-cover variables for distribution modelling of *Salamandra salamandra longirostris*. *Environmental Conservation*, 40: 48–59.

<http://journals.cambridge.org/action/displayFulltext?type=1&fid=8824892&jid=ENC&volumeId=40&issueId=01&aid=8824890&bodyId=&membershipNumber=&societyETOCSession=>

<http://journals.cambridge.org/action/displayFulltext?type=1&fid=8824892&jid=ENC&volumeId=40&issueId=01&aid=8824890&bodyId=&membershipNumber=&societyETOCSession=>

Predictive models are frequently used to define the most suitable areas for species protection or reintroduction. Land-cover variables can be used in different ways for distribution modelling. The surface area of a set of land-cover classes is often used, each land-cover presence/absence or the distance to them from any point of the study area can be preferred; multiple types of land-cover variables may be combined to produce a single model. This paper assesses whether different approaches to using land-cover variables may lead to different ecological conclusions when interpreted for conservation by focusing on the distribution of the salamander *Salamanca salamandra longirostris*, an endangered amphibian subspecies in the south of the Iberian Peninsula. Twenty-eight land-cover classes and another 42 environmental variables were used to construct four different models. Three models used a unique type of land-cover variable: either the presence of each class, the surface area of each class or the distance to each class, with all three variable types jointly entered in a fourth model. All models attained acceptable scores according to some criteria (discrimination, descriptive and predictive capacities, classification accuracy and parsimony); however most of the assessment parameters computed indicated a better performance of the models using either the surface area of land classes or the distance to them from every sampled square, compared to the model using class presences. The best scores were obtained with the fourth model, which combined different types of land-cover variables. This model suggested that oak forest fragmentation in favour of herbaceous crops and pastures may have negative effects on the distribution of *S. s. longirostris*. This was only partially suggested by the first three models, which considered a single type of land-cover variable, demonstrating the importance of considering a multi-variable analysis for conservation planning.



Capítulo 4

Factores no climáticos que afectan a las especies amenazadas: la invasión de una especie exótica

Non-climatic factors that affect threatened species: the invasion of an alien species

Este capítulo se basa en/This chapter is based on:

Romero, D., Báez, J. C., Ferri-Yáñez, F., Bellido, J. J. & Real, R. 2014. Modelling favourability for invasive species encroachment to identify areas of native species vulnerability. *The scientific world journal* 0' <http://dx.doi.org/10.1155/2014/519710>.

<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/24719577>

Romero, D. *et al.*, 2011. Nuevas citas de *Mauremys leprosa* y *Trachemys scripta* en la provincia de Malaga. Boletín de la Asociación Herpetológica Española, 22: 104-107.

http://www.herpetologica.org/BAHE/BAHE22_Dist02.pdf

Romero, D., Ferri, P., Báez, J. C. & Real, R. 2010. Indicios de reproducción de *Trachemys scripta elegans* en lagunas artificiales de Malaga. Boletín de la Asociación Herpetológica Española, 21: 100-101.

[http://www.herpetologica.org/BAHE/BAHE21_\[150\]_26_Cons02.pdf](http://www.herpetologica.org/BAHE/BAHE21_[150]_26_Cons02.pdf)

We assessed the vulnerability of the native Mediterranean pond-turtle to encroachment by the invasive red-eared slider in southern Spain. We first obtained an eco-geographical favourability model for the Mediterranean pond-turtle. We then modelled the presence/absence of the red-eared slider in the Mediterranean pond-turtle range and obtained an encroachment favourability model. We also obtained a favourability model for the red-eared slider using the eco-geographical favourability for the Mediterranean pond-turtle as a predictor. When favourability for the Mediterranean pond-turtle was high, favourability for the red-eared slider was low, suggesting that in these areas the Mediterranean pond-turtle may resist encroachment by the red-eared slider. We also calculated favourability overlap between the two species, which is their simultaneous favourability. Grids with low overlap had higher favourability values for the Mediterranean pond-turtle and, consequently, were of lesser conservation concern. A few grids had high values for both species, being potentially suitable for coexistence. Grids with intermediate overlap had similar intermediate favourability values for both species, and were therefore areas where the Mediterranean pond-turtle was more vulnerable to encroachment by the red-eared slider. We mapped the favourability overlap to provide a map of vulnerability of the Mediterranean pond-turtle to encroachment by the red-eared slider.



Capítulo 5

La combinación de factores climáticos y no climáticos en los modelos de distribución

Combination of climate and non-climatic factors in distribution models

Este capítulo se basa en/This chapter is based on:

Romero, D., Olivero, J., Brito, J. C. & Real, R. Sent. Comparison of approaches to combine species distribution models.

Distribution models should take into account the different factors that are simultaneously influencing species distributions. When species distribution models according to diverse explanatory factors are available, they can be combined into more comprehensive models. Combination procedures should be able to incorporate the complementary information of the different models while avoiding redundancy. Our objective is to compare different methods available for combining species distribution models. We modelled 19 threatened vertebrate species in mainland Spain, producing models according to three explanatory factors separately: spatial constraints, topoclimate, and human influence. We used five approaches for model combination: Bayesian inference, Akaike's weight averaging, stepwise variable selection, updating and fuzzy logic. We compared the performance of these approaches by assessing different aspects of their classification and discrimination capacity. We demonstrated that disparities in the model outputs arise when using different approaches for model combination. The Bayesian integration systematically overestimated the effect of the prevalence of the species, due to an error in the customarily used equations. The Akaike's weight averaging failed to combine the models effectively, as it produced models disproportionately based on the best single factor. The updating and the stepwise approaches shared recalibration as the basic concept for model combination, and were very similar in their performance, showing the highest sensitivity and discrimination capacity. The fuzzy-logic approach yielded models with the highest classification capacity according to Cohen's kappa. Consequently, (1) Bayesian, with the currently used equation, and Akaike's weight procedures should be avoided; (2) the updating and stepwise approaches can be considered small variants of the same recalibrating approach; (3) there is a trade-off between this recalibrating approach, with highest sensitivity, and fuzzy logic, with highest overall classification capacity; recalibration is better if compensation between variables or factors should be allowed, otherwise fuzzy logic is better.

5.1 Introduction

Species distributions are affected by factors such as climate, topography, human activities, history, ecological interactions and population dynamics, among others (Lomolino *et al.*, 2005; Real *et al.*, 2008). Species distribution models should take into account the different factors that are simultaneously influencing the species distribution. This is particularly important in the context of the current biodiversity crisis, because, as Lomolino *et al.*, (2005) pointed out, to conserve species their distributions must be preserved, which implies knowing the contribution of the different factors affecting species distributions. Threatened species are especially in need of this approach because their distributions are often limited, and their populations are subject to negative factors. As the risk of species extinction could increase due to the effects of multiple factors acting in synergy (Brook *et al.*, 2008), it is important to consider the maximum number of known relevant factors.

Nowadays, the number of environmental variables that are available is high and increasing, which allows analyzing each factor affecting a species distribution in detail. However, methodological questions continue to arise regarding the way to combine different driving factors into comprehensive explanatory distribution models (Márquez *et al.*, 2011; Beans *et al.*, 2012). The question is how to combine, in the modelling process, variables representative of different biotic and abiotic factors (Márquez *et al.*, 2011; Beans *et al.*, 2012).

In this paper, we compared five methods for model combination derived from different approaches: Bayesian inference, information theory, stepwise variable selection, updating procedures and fuzzy logic. The use of Bayesian inference for species distribution modelling is increasing (see Pereira & Itami, 1991; Osborne *et al.*, 2001), as it may be used to incorporate new knowledge, such as the modelled effect of a factor on a species distribution, into prior, existing knowledge, such as the modelled effect of a different factor (Niamir *et al.*, 2011). Information theory is widely used by the scientific community in multiple disciplines, including biogeography, with the aim of determining the most economical, fast, and reliable — i.e. the most parsimonious — method to obtain robust results using different criteria (Burham & Anderson, 2002; Márquez *et al.*, 2011). Stepwise methods tend to select variables acting on a larger scale in the first steps (Muñoz *et al.*, 2005; Muñoz & Real, 2013) and add at subsequent steps

only variables significantly related to the residuals not accounted for by previously incorporated variables (Barbosa *et al.*, 2009). Updating methods have been used to adjust previously developed models to different circumstances (Steyerberg *et al.*, 2004, Gaston and Viñas, 2010) using shrinkage rules that are able to highlight the effect of the most relevant factors (Tibshirani, 1996; Hastie *et al.*, 2001; Guisan *et al.*, 2002). Fuzzy logic treats local environmental favourability as the degree of membership of every locality in the fuzzy set of localities whose environmental conditions are favourable to the species (Estrada *et al.*, 2008), which allows different mathematical operations of fuzzy logic to be applied (Zadeh, 1965) — intersection, union, and inclusion — which are useful for model combination. We compared the performance of these approaches by assessing different aspects of their classification and discrimination capacity.

5.2 Methods

5.2.1 Species and study area

We modelled threatened vertebrate species whose European distributions are either restricted or almost completely restricted to the Iberian Peninsula. We chose these species because spatially restricted distributions usually show a higher vulnerability to changes in environmental conditions (Carvalho *et al.*, 2010), and thus checking the ability to integrate different driving factors on distribution models for these species is relevant for conservation purposes. We analysed five amphibian, four reptile, four mammal and six bird species that are threatened or near threatened in mainland Spain according to the Red Lists in which the IUCN criteria have been adapted to this country (Palomo *et al.*, 2007; Pleguezuelos *et al.*, 2004; Madroño *et al.*, 2004) (see Table 5.1).

We followed Grinnell's (1917) niche concept, according to which a niche is a land property and defines the environmental features that make an area suitable to a given species. Thus, our models were built with the specific purpose of distinguishing which areas in Spain are favourable to the presence of the target species. Using 10x10-km UTM squares, presences were taken from Palomo *et al.*, (2007), Pleguezuelos *et al.*, (2004) and Martí & Del Moral (2003) (see examples in Figure 5.1). Only breeding distributions were considered in the case of birds. The absence data for the modelled taxa corresponded to the set of grid cells where presences were not recorded in the

atlases. We assumed equivalence between "not recorded" and "absent", because additional sampling efforts were made by the atlas authors regarding grid cells for which data were scarce in the previous literature.

Table 5.1 Endangered vertebrates analysed (by species). The number of observations refers to the study area, mainland Spain. Threat categories using IUCN criteria adapted to Spain are shown. NT: Near Threatened, VU: Vulnerable, EN: Endangered and CR: Critically Endangered.

Group	Species	Abbreviation	Number of observations	Category
Amphibians	<i>Chioglossa lusitanica</i>	<i>Chiolus</i>	166	VU
	<i>Triturus pygmaeus</i>	<i>Tripyg</i>	453	VU
	<i>Alytes dickhilleni</i>	<i>Alydic</i>	133	VU
	<i>Rana pyrenaica</i>	<i>Ranpyr</i>	25	VU
	<i>Calotriton asper</i>	<i>Calasp</i>	186	NT
Reptiles	<i>Testudo graeca</i>	<i>Tesgra</i>	38	EN
	<i>Algyroides marchi</i>	<i>Algmar</i>	30	VU
	<i>Iberolacerta bonnali</i>	<i>Ibebon</i>	23	VU
	<i>Iberolacerta cyreni</i>	<i>Ibecyr</i>	41	VU
Birds	<i>Aquila adalberti</i>	<i>Aquada</i>	163	EN
	<i>Chersophilus duponti</i>	<i>Chedup</i>	233	EN
	<i>Emberiza schoeniclus</i>	<i>Embsch</i>	124	EN
	<i>Pterocles alchata</i>	<i>Ptealc</i>	477	VU
	<i>Pterocles orientalis</i>	<i>Pteori</i>	864	VU
	<i>Tetrax tetrax</i>	<i>Tettet</i>	1339	VU
Mammals	<i>Galemys pyrenaicus</i>	<i>Galpyr</i>	425	VU
	<i>Lynx pardinus</i>	<i>Lynpar</i>	27	CR
	<i>Microtus cabreræ</i>	<i>Miccab</i>	219	VU
	<i>Lepus castroviejoi</i>	<i>Lepcas</i>	63	VU

The Iberian Peninsula has a very high diversity of environmental conditions due to its geographic position between two continents — Europe and Africa — and between two large water masses — the Mediterranean Sea and the Atlantic Ocean, and because of its great physiographical heterogeneity (Figure 5.1). An uneven rainfall gradient increases toward the northwest, with annual rainfall ranging from around 200 mm to around 2000 mm. The temperature gradient, with annual averages ranging from around 6°C to 18°C, increases toward the south (Font, 2000). Two macro-bioclimatic regions

have been defined: temperate in the northernmost areas and Mediterranean in the rest of the peninsula (López *et al.*, 2008).

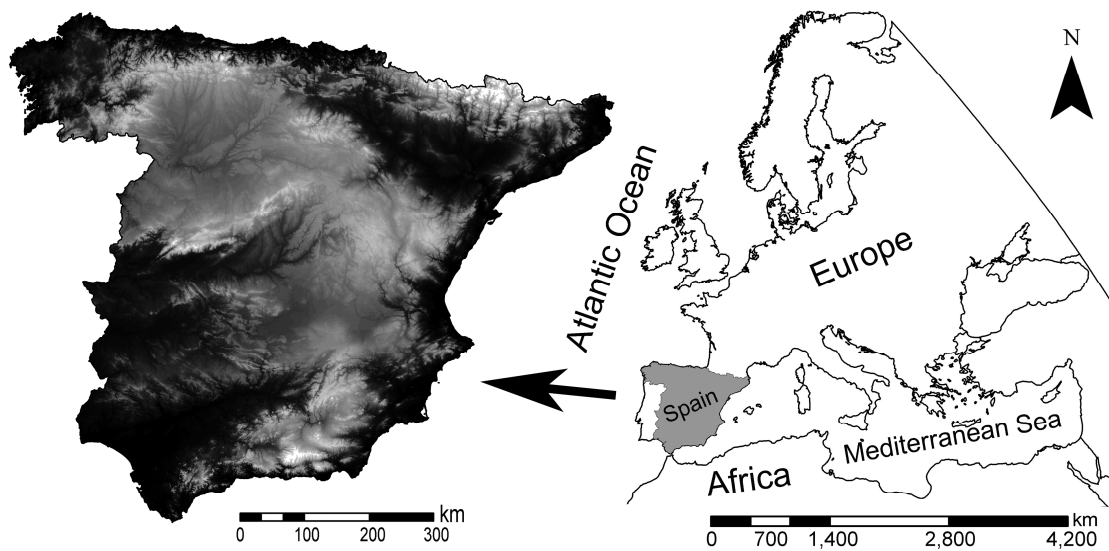


Figure 5.1 Study area in the European context. In the map on the left, grey shadows indicate elevation (black and white colours indicate elevation below 0 and above 3450 metres above sea level, respectively).

5.2.2 Predictor factors

Three explanatory factors were taken into account to build the distribution models: space, topography and climate together and human influence (Table 5.2). These predictor factors involve variables affecting species distribution at different geographic scales. Climate and topography are suitable predictors for the regional scale (200-2000 km) and land cover is suitable for the landscape scale (10-200 km) (Pearson & Dawson, 2003). Considering human activity in general is important because it may have a serious impact on the availability and quality of habitats of many species in Spain (Delibes-Mateos *et al.*, 2009). Additionally, variables describing the effects of space (i.e. pure spatial structure, autocorrelation) allow the possible roles of population dynamics, dispersal capacities and historical events on species distributions to be inferred (Legendre, 1993, Real *et al.* 2003).

Table 5.2 Environmental variables initially proposed for the distribution models defining the areas favourable to the endangered vertebrate species in Spain. Only low correlated variables according to Spearman's index were retained in order to reduce the effect of multicollinearity. The variables finally considered for entering in the models are shown in bold.

Abbreviation	Variable	Abbreviations	Variable
Spatial situation			
La	Latitude (°N) ⁽¹⁾	Lo	Longitude (°E) ⁽¹⁾
Topography			
SE	Southward exposure degree ⁽²⁾	S	Slope (°) (calculated from altitude)
WE	Westward exposure degree ⁽²⁾		
Climate			
Temp	Annual mean temperature (°C) ⁽³⁾	PSu	Summer precipitation (mm) ⁽³⁾
Tja	January mean temperature (°C) ⁽³⁾	PAu	Autumn precipitation (mm) ⁽³⁾
Tjul	July mean temperature (°C) ⁽³⁾	PWi	Winter precipitation (mm) ⁽³⁾
TSp	Spring mean temperature (°C) ⁽³⁾	TMin	Minimum temperature (°C) ⁽⁴⁾
Tsu	Summer mean temperature (°C) ⁽³⁾	ContI	Continental index (°C) ⁽⁵⁾
Tau	Autumn mean temperature (°C) ⁽³⁾	GDD0	Growing degree days up 0°C ⁽⁴⁾
Tw	Winter mean temperature (°C) ⁽³⁾	GDD50	Growing degree days up 5°C ⁽⁴⁾
Pan	Annual precipitation (mm) ⁽³⁾	IO0	Ombrothermal index up 0°C ⁽⁶⁾
PSp	Spring precipitation (mm) ⁽³⁾	IO50	Ombrothermal index up 5°C ⁽⁶⁾
Human factor			
<i>Land-cover/land-use variables</i>			
PAST	Pasture ⁽⁷⁾	LW	Lush wood ⁽⁸⁾
SV	Sparse vegetation ⁽⁷⁾	RW	Riparian wood ⁽⁸⁾
SCLV	Sclerophyllous vegetation ⁽⁷⁾	MW	Mixed trees wood ⁽⁸⁾
OAKM	Oak meadow ⁽⁸⁾	HE	Heather ⁽⁷⁾
CM	Conifer meadow ⁽⁸⁾	NM	Natural meadows ⁽⁷⁾
OAKW	Oak wood ⁽⁸⁾	BR	Bare rock ⁽⁷⁾
CW	Conifer wood ⁽⁸⁾	ARV	Artificial vegetation ⁽⁷⁾
OLG	Olive grove ⁽⁷⁾	RICE	Rice field ⁽⁷⁾
AGR	Agroforestry ⁽⁷⁾	VIN	Vineyard ⁽⁷⁾
DHER	Dry herbaceous crops ⁽⁷⁾	HETF	Heterogeneous farm ⁽⁷⁾
FT	Fruit tree crops ⁽⁷⁾	INDA	Industrial area ⁽⁷⁾
IHER	Irrigated herbaceous crops ⁽⁷⁾	MINING	Mining area ⁽⁷⁾
SSOIL	Sandy soil ⁽⁷⁾	TRAN	Transition area ⁽⁷⁾
WR	Water reservoirs ⁽⁹⁾	LK	Lakes ⁽⁹⁾
SAL	Salt marsh ⁽⁷⁾	IMAR	Interior marshes ⁽⁷⁾
<i>Other human activities</i>			
Dhi	Distance to the nearest highway (km) ⁽¹⁾	U500	Distance to the nearest urban centre with more than 500 000 inhabitants (km) ⁽¹⁾
U100	Distance to the nearest urban centre with more than 100 000 inhabitants (km) ⁽¹⁾	HPd	Human population density in 2000 (number of inhabitants/km ²) ⁽¹⁰⁾

Sources:

¹Spanish National Geography Institute (IGN 1999); ²Farr & Kobrick, 2000; ³AEMET (2007); ⁴Pearson *et al.* (2002); ⁵Supan (1884); ⁶López Fernández, *et al.* (2008); ⁷Corine Land Cover (2000) revisado para el 2006; ⁸Mapa de Forestal de España (1997); ⁹Corine Land Cover 2000 revisado para el 2006, y Sistema Integrado de Información del Agua (SIA); ¹⁰ORNL (2001).

Human activities were described using different variables: water bodies, population, distance to highways and to urban centres, and land-cover (see sources of variables in Table 5.2). Land cover layers were processed so that the surface area of each class — which was obtained as in Delibes-Mateos *et al.* (2009) — was used in preference to either the presence of each class and the distance from each class, following Romero *et al.* (2012). The variables related to space and topography were obtained following Márquez *et al.* (2011). Climate variables (temperature and precipitation) were obtained from the data sets supplied by the Spanish Institute of Meteorology (Agencia Estatal de Meteorología, AEMET, 2007). These data result from the regionalization for Spain of climate change models generated by the Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). The distribution models based on the climatic factor were built using variables for the period 1960-1990 according to the ocean-atmosphere general circulation model (ECHAM4) from the Max Planck Institut für Meteorologie.

Spearman correlation coefficients were calculated to control multicollinearity between variables. When a set of variables belonging to the same factor were correlated with $r^2 > 0.75$, we selected just one to be entered in the models. The main selection criterion was to choose the variable that showed the lowest correlation with the other ones in the factor. In addition, we preferred to use the climatic variables describing the most extreme intra-annual conditions — for example, July mean temperature was used instead of the annual mean temperature; for human activity, we used those variables describing well-defined land uses — for example, oak woods were preferred to mixed-tree woods —, and those describing natural and well-represented environments — for example, woods rather than mining areas. The variance inflation factor (VIF) of the set of candidate variables for the models was controlled using the range proposed by Montgomery & Peck (1992) according to whom a model is acceptable up to a VIF value of 10. The variables defining space were not submitted to multicollinearity analysis because they are mere coordinates of location and were treated according to a specific methodology based on trend surface analysis (Legendre, 1993, see below).

5.2.3 Distribution models and factor integration

Three models were performed for each species using logistic regression — hereafter referred to as “partial probability models” — the dependent variable being the species presence/absence in the UTM squares:

1. A spatial model was built using a trend surface analysis (Legendre, 1993); thus, a series of variables based on the average longitude (LO) and the average latitude (LA) — LO, LA, LO², LA², LO³, LA³, LA×LO, LA×LO², LA²×LO — were entered in a logistic regression, so that the trend surface was considered to be the resulting logit (that is the ‘y_{sp}’ lineal combination of spatial variables).
2. A topo-climatic model was built using both the topographic and the climate variables (Table 5.2), from which the logit ‘y_{tpcl}’ (that is the ‘y_{tpcl}’ lineal combination of topo-climatic variables) was extracted.
3. A model for human influence was built using human influence variables, from which the logit ‘y_h’ (that is the ‘y_h’ lineal combination of human variables) was extracted.

For the topo-climatic and human influence partial probability models, and with the aim of avoiding type I errors arising from the large number of variables used (Benjamini & Hochberg, 1995), the false discovery rate (FDR) was controlled according to Benjamini & Hochberg's (1995) procedure, accepting only those candidate variables that were significant under an FDR of $q < 0.05$.

The challenge at this point was to integrate the three partial probability models in a comprehensive favourability model. Five alternative methodologies were applied:

1. A Bayesian integration approach: We used the mathematical formulation in Maynard (1981) as applied by Pereira & Itami (1991) and by Osborne *et al.* (2001) for model combination:

$$P_{\text{post}} = 1 / (1 + \exp[\log((1 - P_{\text{rev}}) / P_{\text{rev}}) - \log(P_{\text{prior}} / (1 - P_{\text{prior}}))])$$

where P_{post} is the new probability obtained by combining a prior probability (P_{prior}) and a new probability used for revision (P_{rev}). Only two models are used in Maynard's (1981) equation to build the new probability; we combined the topo-climatic and the human partial probability models, and subsequently combined the obtained output with the spatial model. Probabilities were then transformed into favourability values following Real *et al.* (2006) (see also Acevedo & Real, 2012).

2. Akaike's weight (AICw) averaging integration approach, based on information theory: A relative Akaike's weight was given to each of the partial probability models and these weights were used to produce a weighted averaged model (Burham & Anderson, 2002). This combined model was thus expressed as a probability of finding a species within each square, which was transformed into a favourability function.
3. Stepwise-procedure integration approach: We obtained a combined model by performing a forward-backward stepwise logistic regression with the variables that were entered in the three partial probability models (see Márquez *et al.*, 2011). Again, probabilities were finally transformed into favourability values.
4. Updating approach: A combined model was obtained by running a logistic regression using the equations 'y' of the partial models as variables:

$$y_{new} = \alpha + \beta_1 y_{sp} + \beta_2 y_{tpcl} + \beta_3 y_h$$

where y_{new} is the new logit equation from which the new updated combined probabilities were obtained; α is a new constant; β_1 , β_2 and β_3 are new coefficients; and ' y_{sp} ', ' y_{tpcl} ' and ' y_h ' are the logits according to each partial model. The new probabilities were finally transformed into favourability values.

5. Fuzzy intersection (fuzzy logic approach): Probabilities resulting from the three partial probability models were transformed into favourability values, which can be interpreted as degrees of membership of every UTM square in the fuzzy set of squares whose environmental conditions are favourable for

the species (Estrada *et al.*, 2008). We assumed that every factor with which a significant partial model can be obtained acts as a limiting factor for the species distribution. We then calculated the intersection between the partial favourability models as the largest fuzzy set which was contained in the three models; that is, for every square, the minimum favourability value derived from any of the three partial models was chosen (Zadeh, 1965).

5.2.4 Comparative assessment

To compare the performance of the five model integration approaches we checked their discrimination and classification capacity. Given that when favourability is 0.5 probability is equal to the overall prevalence (Acevedo & Real, 2011), the measures of classification accuracy were based on the 0.5 favourability threshold. As classification capacity indices we used sensitivity; specificity; correct classification rate (CCR); Cohen's Kappa (Fielding & Bell, 1997); and under- and over-prediction rates (Barbosa *et al.*, 2013). For good classification, sensitivity, specificity, CCR and Kappa should be high while under-prediction and over-prediction rates should be low. As index of discrimination capacity we used the Area Under the Receiver Operating Characteristic Curve (AUC, Lobo *et al.*, 2008). The average value obtained for the 19 species analysed was calculated for each index and methodological approach.

5.3 Results

Thirty-eight variables were finally used as candidates for model training: nine spatial, nine topo-climatic (four topographic and five climatic) and twenty human variables (Table 5.2). Maps of the models yielded for four species, one representative species from each vertebrate group — *Chioglosa lusitanica* as amphibian, *Iberolacerta cyreni* as reptile, *Pterocles orientalis* as bird and *Galemys pyrenaicus* as mammal —, are shown as examples (Figure 5.2 for single-factor models and Figure 5.3 for comprehensive combined models).

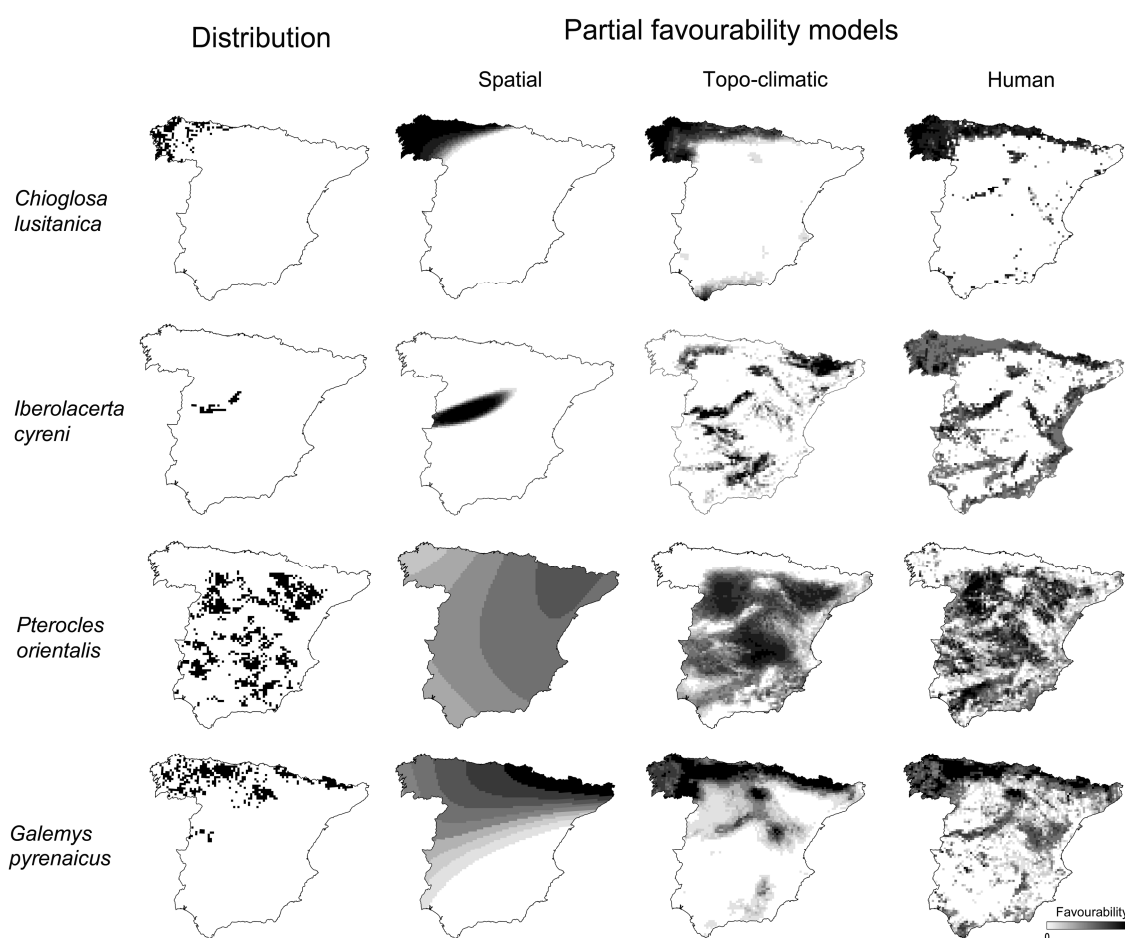


Figure 5.2 Current distributions in mainland Spain, and partial spatial, topo-climatic and human-influence favourability models of four species shown as examples: *Chioglossa lusitanica*, *Iberolacerta cyreni*, *Pterocles orientalis* and *Galemys pyrenaicus* (favourability ranges from 0 to 1). The spatial resolution is 10 x 10-km.

The combination approach using the Akaike criterion produced models mainly based on only one factor — a weight higher than 0.99 was given to the main factor for all but one species (Table 5.3). In this way, the favourability values of the combine models were practically the same as those of the respective partial model with the highest weight and, thus, the final model was not effectively refined by the effect of other factors (see the maps of the four species used as examples in Figure 5.2 and Figure 5.3). Therefore, combine models were only topo-climatic for 37% of the species, only spatial for 53% and only of human influence for 11% of them.

Table 5.3 Akaike's weight values (AICw) of each partial probability model—measuring the probability of finding a species according to a single predictor factor—in the favourability model combining the three factors.

	Predictor factors		
	Spatial situation	Topo-climatic	Human
Amphibians			
<i>Chioglossa lusitanica</i>	0.0078	0.992	1.290 ^{E-44}
<i>Triturus pygmaeus</i>	1	2.857×10 ⁻¹²	2.131 ^{E-109}
<i>Alytes dickileni</i>	1	2.896 ^{E-58}	2.766 ^{E-106}
<i>Rana pyrenaica</i>	1	1.641 ^{E-15}	2.812 ^{E-32}
<i>Calotriton asper</i>	1	3.052 ^{E-12}	2.353 ^{E-131}
Reptiles			
<i>Testudo graeca</i>	1	1.403 ^{E-18}	4.732 ^{E-32}
<i>Algyroides marchi</i>	1	9.193 ^{E-18}	4.487 ^{E-11}
<i>Iberolacerta bonnali</i>	1.274 ^{E-44}	1	3.267 ^{E-13}
<i>Iberolacerta cyreni</i>	1	4.458 ^{E-23}	2.973 ^{E-45}
Birds			
<i>Aquila adalberti</i>	0.0995	9.732 ^{E-05}	0.9004
<i>Chersophilus duponti</i>	5.100 ^{E-39}	1	1.306 ^{E-38}
<i>Emberiza shoeniclus</i>	2.546 ^{E-22}	0.994	0.00568
<i>Pterocles alchata</i>	4.334 ^{E-211}	1	8.188 ^{E-115}
<i>Pterocles orientalis</i>	3.337 ^{E-242}	1.52 ^{E-31}	1
<i>Tetrax tetrax</i>	1.203 ^{E-288}	0.999	4.859 ^{E-08}
Mammals			
<i>Galemys pyrenaicus</i>	2.759 ^{E-101}	1	3.762 ^{E-60}
<i>Lynx pardinus</i>	1	6.404 ^{E-18}	5.159 ^{E-45}
<i>Microtus cabreræ</i>	1	3.165 ^{E-74}	3.451 ^{E-45}
<i>Lepus castroviejoi</i>	1	2.553 ^{E-23}	1.173 ^{E-32}

In contrast, the other approaches produced models based on more than one factor. The models combined using the Bayesian method, and also those using fuzzy logic to a lesser extent, showed favourability values that were often lower than the models performed using the other approaches (see Figure 5.3). For every species, the models obtained according to the stepwise and the updating combination approaches were qualitatively and quantitatively very similar (see Figure 5.3).

Differences in classification capacity indices between partial and combined models (Table 5.4), and between different combined models (Table 5.5), are illustrated in Figure 5.4. The Bayesian approach produced models with the best values for specificity, CCR and over-prediction rate, but their sensitivity was very low and had the worst under-prediction rate. The Akaike's weight approach had the worst values for

most of the classification assessment criteria (specificity, CCR, Kappa, and over-prediction rate). The performance of the stepwise and updating procedures did not differ significantly according to any of the classification indices (Figure 5.4, Table 5.4), although the stepwise-procedure always performed slightly better. These two approaches generated models that scored well according to all the assessment criteria, and had the highest values for sensitivity. The fuzzy logic approach had the best values according to the Kappa index and a good over-prediction rate, but had low sensitivity and high under-prediction rate.

Table 5.4 Significant relationships between the means of the partial and combined models for the evaluations index. * $p < 0.05$; ** $p < 0.001$. Sp: Spatial partial model; Tpclim: Topo-climatic partial model; Hum: Human-influence partial model.

	Sensitivity			Specificity		
	Sp	Tpclim	Hum	Sp	Tpclim	Hum
Bayesian	**	**	**	**	**	**
Akaike			*			*
Stepwise			*	*		**
Updating			*	*		**
Fuzzy	*	*	*	*	**	**
	Over-prediction			Under-prediction		
	Sp	Tpclim	Hum	Sp	Tpclim	Hum
Bayesian	**	**	**		*	
Akaike			*			
Stepwise	*	*	*			
Updating	*		*			
Fuzzy	**	**	**			
	CCR			Kappa		
	Sp	Tpclim	Hum	Sp	Tpclim	Hum
Bayesian	**	**	**			*
Akaike			*			*
Stepwise	*		**	*	*	**
Updating	*		**	*	*	**
Fuzzy	*	*	**	**	**	**

Only the stepwise combined model had a significantly higher discrimination capacity (AUC value) than the partial spatial model, while all combined model discriminated significantly better than the partial human-influence model and none of them differed significantly from the topo-climatic model in discrimination capacity. There were no significant differences between combined models according to AUC values.

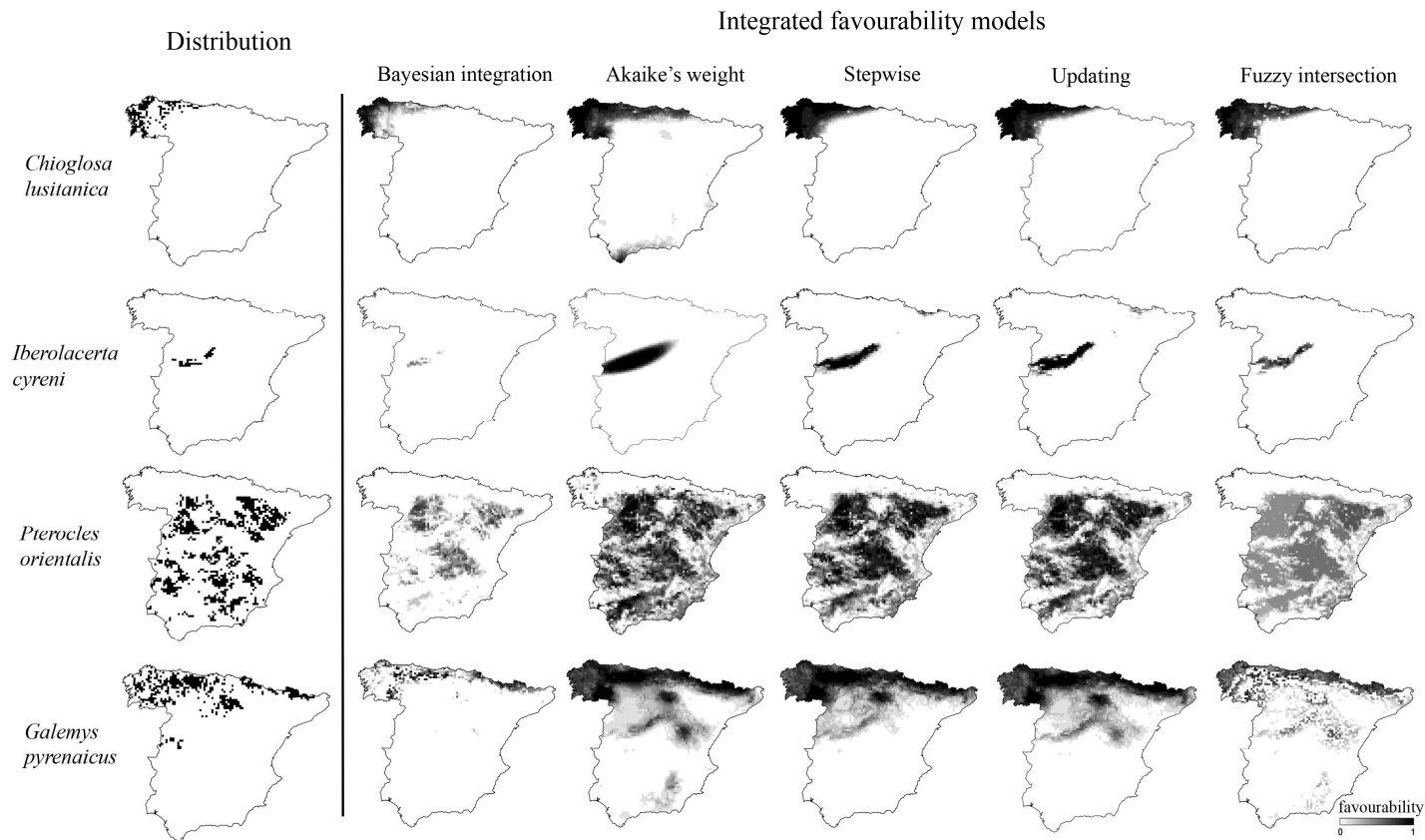


Figure 5.3 Favourability models combining different factors in mainland Spain of four species shown as examples: *Chioglossa lusitanica*, *Iberolacerta cyreni*, *Pterocles orientalis* and *Galemys pyrenaicus* (favourability ranges from 0 to 1). Five alternative methodological approaches for factor integration are applied: Bayesian, Akaike's weight (AICw) averaging, stepwise-procedure, updating and fuzzy intersection. The spatial resolution is 10 x 10-km.

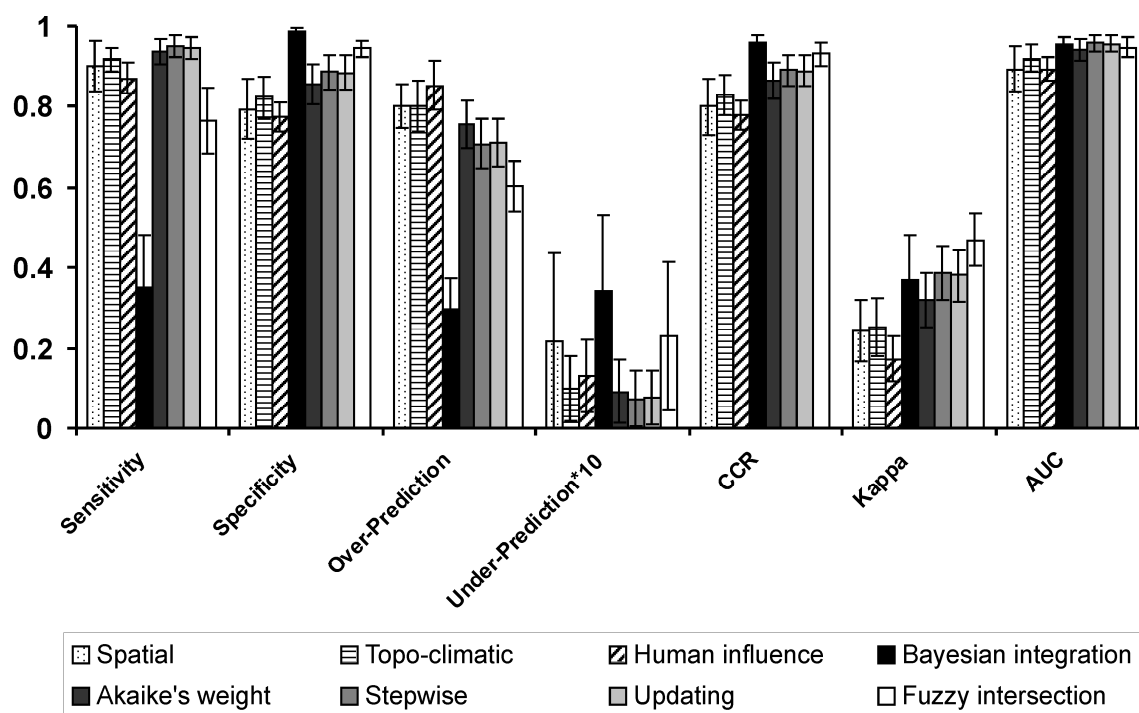


Figure 5.4 Comparative assessments of five methodological integration approaches, and of three partial models according to the five indices used: sensitivity, specificity, correct classification rate (CCR) and Cohen's kappa — all of which were calculated using the favourability value 0.5 as the classification threshold —, and the area under the curve of the receiver operating characteristic (AUC). Bars represent average values for the integrated models for the 19 vertebrate species (see the species list in Table 5.1). Error intervals are represented on top of every bar. Under-predicted values were multiplied by ten for clarify.

Table 5.5 Significant relationships between the means of the combined models for the evaluations index. * $p < 0.05$; ** $p < 0.001$.

	Sensitivity				Specificity			
	Akaike	Stepwise	Updating	Fuzzy	Akaike	Stepwise	Updating	Fuzzy
Bayesian	**	**	**	**	**	**	**	*
Akaike				*				*
Stepwise				**				*
Updating				**				*
	Over-prediction				Under-prediction			
	Akaike	Stepwise	Updating	Fuzzy	Akaike	Stepwise	Updating	Fuzzy
	**	**	**	**	*	*	*	
				*				
				*				
	CCR				Kappa			
	Akaike	Stepwise	Updating	Fuzzy	Akaike	Stepwise	Updating	Fuzzy
	*	*	*	*				*

5.4 Discussion

Our results indicate that the descriptive capacity of distribution models can be substantially improved when several factors are combined compared to models based on a single factor (Figure 5.4; Table 5.4 and Table 5.5). Combining procedures generated models with better overall classification rate, more specific and with lower over-prediction rate. However, the discrimination capacity (AUC) and sensitivity of the partial models did not improve significantly with the combining procedures (Figure 5.4; Table 5.4). Lobo *et al.* (2008) already alerted against using AUC as an overall index of model performance, because it only measures the discrimination capacity of the models, and species with a restricted range, such as threatened species tend to be, usually occupy territories that are easy to discriminate from the unoccupied localities, even with clearly deficient models. Sensitivity, on the other hand, given that it measures the ability of the model to correctly classify actual presences as presences, has been customarily considered a more valuable index of model performance than specificity (Brito *et al.*, 1999), in part because presence are more certain than absences, rendering unacceptable a model that misclassifies actual presences of species. However, sensitivity may be easily heightened by predicting presences in wider parts of the environment and, thus, a high sensitivity value of a partial model obtained in such a way is difficult to improve with a better combined model. In this aspect, sensitivity must be balanced with the over-prediction rate (Barbosa *et al.*, 2013), and it is this index which is clearly improved with the combined models.

The multifactor approach is frequently used in distribution modelling (Márquez *et al.* 2011; Beans *et al.*, 2012; Real *et al.*, 2013; Romero *et al.*, 2013). However, for forecasting distribution changes under climate change scenarios, the most frequent practice is to take into account only climatic variables (Araújo *et al.*, 2006; Carvalho *et al.*, 2010; Pearman *et al.* 2010; Araújo *et al.*, 2011). In our combined models, climate was the most important factor for birds (Table 5.3), probably because of their higher vagility (Lemoine *et al.*, 2007), and hence their lower dependence on both historical events and geographical barriers (Cumming *et al.*, 2012). In contrast, the spatial factor was the most important one regarding mammals, reptiles and amphibians (Table 5.3). Our study supports Pearson & Dawson's (2003) and Márquez *et al.*'s (2011) proposal that the quality of distribution forecasts improves when derived from models in which

climate is combined with other influential factors. Therefore, it is of relevance to assess the different methodological options available for factor integration in a single model.

The Bayesian approach produced models with the worst sensitivity and under-prediction rate, sensitivity in particular being very low. This is because Bayesian combined modes yielded favourability values that were lower than those of the partial models or the other combined models.

Herzog & Ostwald (2013) encouraged the implementation of Bayesian statistics in experimental biology and other scientific disciplines. Bayes theorem allows modifying a prior probability (hypothesis) with more evident (less probabilistic) information, such as, for example, expert knowledge or a different hypothesis. However, looking for an answer to our results, we found that the Bayesian integration approach proposed by Maynard in an unpublished PhD Thesis of 1981 and first published by Pereira & Itami (1991):

$$P_{\text{post}} = 1 / (1 + \exp[\log((1 - P_{\text{rev}}) / P_{\text{rev}}) - \log(P_{\text{prior}} / (1 - P_{\text{prior}}))]),$$

where P_{post} is the new probability obtained by combining a prior probability (P_{prior}) and a new probability used for revision (P_{rev}), does not meet the Bayesian assumptions.

In fact, this combination of the two probabilities consists of adding the logit functions of the prior and revision logistic models to obtain the logit function of the posterior probability, as can be seen as follows:

Being $y_{\text{prior}} = \log(P_{\text{prior}} / (1 - P_{\text{prior}}))$ and $y_{\text{post}} = \log(P_{\text{post}} / (1 - P_{\text{post}}))$ the prior and posterior logit functions, respectively, and $y_{\text{rev}} = \log(P_{\text{rev}} / (1 - P_{\text{rev}}))$ the logit function of the probability used for revision,

$$P_{\text{post}} = 1 / (1 + \exp(-y_{\text{rev}} - y_{\text{prior}})) = 1 / (1 + \exp(-(y_{\text{rev}} + y_{\text{prior}}))) = \exp(y_{\text{rev}} + y_{\text{prior}}) / (1 + \exp(y_{\text{rev}} + y_{\text{prior}})),$$

given that $P_{\text{post}} = \exp(y_{\text{post}}) / (1 + \exp(y_{\text{post}}))$, this implies that $y_{\text{post}} = y_{\text{rev}} + y_{\text{prior}}$, which voids of meaning the differential concepts of prior probability and probability used for revision, as they are interchangeable. This also requires the variables in the two original models to be independent (which was never checked, as this requirement kept unnoticed).

Finally, this procedure ignores that, in this way, posterior probabilities are being affected twice by the effect of prevalence, which is always low in our species, which produces models with consistently lower than expected probability values (and the favourability function corrects the effect of prevalence only once).

The Akaike weight approach obtained models finally based on a single factor — Márquez *et al.* (2011) observed similar results when they used this integration method with four species. The main cause of this is that AIC weights are based on absolute AIC differences irrespective of the total number of localities analysed. In this way, differences between two models with AIC values of, say, 10 and 14 are the same as those between models with 5110 and 5114, and are weighted accordingly, although the difference in the former case is sizable, whereas in the latter case it is nearly meaningless. Another weighting procedure should be proposed in which the differences are relative rather than absolute.

Among the methodological options proposed, our results suggest that only the stepwise, updating and fuzzy logic approaches are good methods for combining species distribution models.

The stepwise-procedure and the updating approach generated similar models, probably because both are re-parameterization procedures. The stepwise method re-parameterizes the variables and delete those not significant, while the updating procedures only re-parameterizes the variables. The advantages of the stepwise procedure are that it yielded more parsimonious models and that the models generated less multicollinearity, which is probably why the stepwise-procedure performed slightly better than updating.

On the other hand, the models derived from fuzzy intersection failed a little in the description of the presences, but achieved good values for the other criteria. When fuzzy intersection was used, despite the fact that this method allows different factors to participate in a single model, each grid was really assigned a favourability value derived from only one factor. This method did not allow a recalibration or compensation between the different environmental factors. This characteristic is essential when the different factors or variables cannot compensate between them, i.e., when combining several limiting factors. This was the case, for example, when Real *et al.* (2009) found

that the absence of rabbits could not be compensated with other favourable environmental factors for the Iberian lynx, or when Romo *et al.* (2014) found that the lack of larval food plant could not be compensated with other factors for monophagous butterflies.

We conclude that substantial differences in the model outputs arise when different approaches are used for single-factor models combination. Such disparities can affect the model's capacity to describe favourable areas as much as the model's potential for trend predictions. Therefore, this can have a direct effect on the model's usefulness for conservation purposes.

The Akaike weight approach and the Bayesian integration equation should not be used to combine distribution models, at least without a revision of their mathematical foundation.

Stepwise and updating approaches produce similar models, as both are recalibration methods; of these, stepwise is more parsimonious.

Finally, the choice between recalibration and fuzzy intersection depends on the objectives of each researcher: recalibration procedures are the best if compensation between variables or factors should be allowed, whereas fuzzy intersection is better if there should not be compensation between variables or factors.

Acknowledgements

D. Romero was supported by a grant from the “Ministerio de Ciencia e Innovación”, AP2007-03633. JC Brito was supported by FCT Compete-Programa Operacional Regional do Norte ON2. This study was also supported by project CGL2009-11316 (Ministerio de Ciencia e Innovación, Spain, and FEDER). We thank S. Coxon for his help in the English revision of the manuscript.

5.5 References

- Acevedo, P. & Real, R. 2011. Biogeographical differences between the two *Capra pyrenaica* subspecies, *C. p. victoriae* and *C. p. hispanica*, inhabiting the Iberian Peninsula: Implications for conservation. . Ecological Modelling, 222: 814–823.
- Acevedo, P. & Real, R. 2012. Favourability: concept, distinctive characteristics and potential usefulness. Naturwissenschaften, 99: 515–522.
- A.E.M.E.T. 2007. Agencia Estatal de Meteorología de España. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente. Available at: www.aemet.es/es/elclima/cambio_climat/escenarios (accessed June 2007).
- Araújo, M. B., Guilhaumon, F., Neto, D. R., Pozo, I. & Calmaestra, R. 2011. Impactos, vulnerabilidad y adaptación al cambio climático de la biodiversidad Española. 2 Fauna de vertebrados. Dirección general de medio Natural y Política Forestal. Ministerio de medio ambiente y medio rural y marino, Madrid.
- Araújo, M. B., Thuiller, W. & Pearson, R. G. 2006. Climate warming and the decline of amphibians and reptiles in Europe. Journal of Biogeography, 33: 1712–1728.
- Barbosa, A. M., Real, R. & Vargas, J. M. 2009. Transferability of environmental favourability models in geographic space: the case of the Iberian desman (*Galemys pyrenaicus*) in Portugal and Spain. Ecological Modelling, 220: 747–754.
- Barbosa, A. M., Real, R., Muñoz, A. R. & Brown, J. A. 2013. New measures for assessing model equilibrium and prediction mismatch in species distribution models. Diversity and Distributions, 29: 1333–1338.
- Beans C. M., Kilkenny, F. F. & Galloway, L. F. 2012. Climate suitability and human influences combined explain the range expansion of an invasive horticultural plant. Biological Invasions, 14: 2067–2078.
- Benjamini, Y. & Hochberg, Y. 1995. Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. Journal of the Royal Statistical Society: Series B, 57: 289–300.
- Brito, J. C., Crespo, E. G. & Paulo, O. S. 1999. Modelling wildlife distributions: logistic multiple regression vs overlap analysis. Ecography, 22: 251–260.
- Brook, B., Sodhi, N. & Bradshaw, C. 2008. Synergies among extinction drivers under global change. Trends in Ecology and Evolution, 23: 453–460.
- Burham, K. P. & Anderson, D. R. 2002. Model selection and multimodel inference. A practical information-theoretic approach, 2nd edn. Springer, New York.

- Carvalho, S. B., Brito, J. C., Crespo, E. J. & Possingham H. P. 2010. From climate change predictions to actions – conserving vulnerable animal groups in hotspots at a regional scale. *Global Change Biology*, 16: 3257–3270.
- Corine Land Cover 2000 revisado para el 2006. CLC2000. Ministerio de Fomento. Gobierno de España. <http://www.ign.es/ign/layoutIn/corineLandCover.do>
- Corine Land Cover 2000, revisado para el 2006; ampliado con la información del Sistema Integrado de Información del Agua (SIA) para España. Ministerio de Fomento, y Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente respectivamente. Gobierno de España. <http://www.ign.es/ign/layoutIn/corineLandCover.do>, y <http://www.magrama.gob.es/es/agua/temas/planificacion-hidrologica/sia-/Descripcion.aspx>, respectivamente.
- Cumming, G. S., Gaidet, N. & Ndlovu, M. 2012. Towards a unification of movement ecology and biogeography: conceptual framework and a case study on Afrotropical ducks. *Journal of Biogeography*, 39: 1401–1411.
- Delibes-Mateos, M., Farfán, M. A., Olivero, J., Márquez, A. L. & Vargas, J. M. 2009. Long-Term changes in game species over a long period of transformation in the Iberian Mediterranean landscape. *Environmental Management*, 43: 1256–1268.
- Estrada, A., Real, R. & Vargas, M. 2008. Using crisp and fuzzy modelling to identify favourability hotspots useful to perform gap analysis. *Biodiversity and Conservation*, 17: 857–871.
- Fielding, A. H. & Bell, J. F. 1997. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence-absence models. *Environmental Conservation*, 24: 38–49.
- Font, I. 2000. *Climatología de España y Portugal*. Ediciones Universidad de Salamanca, Salamanca, Spain.
- Farr, T. G. & Kobrick, M. 2000. Shuttle Radar Topography Mission produces a wealth of data. *EOS Transaction of the American Geophysical Union*, 81: 583–585.
- Gaston, A. & García-Viñas, J. I. 2010. Updating coarse-scale species distribution models using small fine-scale samples. *Ecological Modelling*, 221: 2576–2581.
- Guisan, A., Edwards, T. C. Jr. & Hastie, T. 2002. Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene. *Ecological Modelling*, 157: 89–100.
- Grinnell, J. 1917. The niche-relationships of the California Thrasher. *The Auk*, 34: 427–433.

- Hastie, T. J., Tibshirani, R. J. & Friedman, J. 2001. The elements of Statistical Learning: data mining, inference and prediction. Springer-Verlag. New York, 739 pp.
- Herzog, S. & Ostwald, D. 2013. Experimental biology: sometimes Bayesian statistics are better. *Nature*, 494: 35.
- I.G.N. Instituto Geográfico Nacional. 1999. Mapa de Carreteras, Península Ibérica, Baleares y Canarias, Instituto Geográfico Nacional, Ministerio de Fomento, Madrid, España.
- Legendre, P. 1993. Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology*, 74: 1659–1673.
- Lemoine, N., Schaefer, H. C. & Böhning-Gaese, K. 2007. Species richness of migratory birds is influenced by global climate change. *Global Ecology and Biogeography*, 16: 55–64.
- Lobo, J., Jiménez-Valverde, A. & Real, R. 2008. AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Global Ecology and Biogeography*, 17: 145–151.
- Lomolino, M. V., Riddle, B. R. & Brown, J. H. 2005. Distribution of species. In: Lomolino, M. V., Riddle, B. R., Brown, J. H. (eds.), *Biogeography*, 3rd edn. Sinauer, Sunderland, 65–96 pp.
- López Fernández, M. L., Piñas, S. & López, F., M. S. 2008. Macrobioclimas, bioclimas y variantes bioclimáticas de la España peninsular y Balear, y su cartografía. *Publicaciones de Biología, Universidad de Navarra. Serie Botánica*, 17: 229–236.
- Madroño, A., González, C. & Atienza, J. C. 2004. Libro rojo de las aves de España. Dirección General de Conservación de la Naturaleza-Sociedad Española de Ornitología, Madrid, Spain.
- Mapa Forestal de España (MFE200). 1997. Ministerio de Medio Ambiente. Gobierno de España. www.magrama.gob.es/es/biodiversidad/servicios/banco-datos-naturaleza/informacion-disponible/mfe200_descargas.aspx
- Márquez, A. L., Real, R., Olivero, J. & Estrada, A. 2011. Combining climate with other influential factors for modelling the impact of climate change on species distribution. *Climatic Change*, 108: 135–157.
- Martí, M. & Del Moral, J. C. 2003. Atlas de las aves reproductoras de España. Dirección General de Conservación de la Naturaleza-Sociedad Española de Ornitología, Madrid, Spain.

- Maynard, P. F. 1981. The logit classifier: a general maximum likelihood discriminant for remote sensing applications. Unpublished M.A. Thesis, department of geography, university of California. Santa Barbara, California.
- Montgomery, D. C. & Peck, E. A. 1992. Introduction to Linear Regression Analysis. Wiley, New York.
- Muñoz, A. R., Real, R., Barbosa, M. & Vargas, J. M. 2005. Modelling the distribution of Bonelli's eagle in Spain: implications for conservation planning. *Diversity and Distributions*, 11: 477–486.
- Muñoz, A. R. & Real, R. 2013. Distribution of Bonelli's Eagle *Aquila fasciata* in southern Spain: scale may matter. *Acta Ornithologica*, 48: 93–101.
- Niamir, A., Skidmore, A. K., Toxopeus, A. G., Muñoz, A. R. & Real, R. 2011. Finessing atlas data for species distribution models. *Diversity and Distributions*, 17: 1173–1185.
- ORNL. 2001. LandScan 2000 Global Population Database. Oak Ridge National Laboratory. Oak Ridge. Tennessee.
- Osborne, P. E., Alonso, J. C., & Bryant, R. G. 2001. Modelling landscape-scale habitat use using GIS and remote sensing: a case study with great bustards. *Journal of applied ecology*, 38: 458–471.
- Palomo, L. J., Gisbert, J. & Blanco, J. C. 2007. Atlas y libro rojo de los mamíferos terrestres de España. Dirección General para la Biodiversidad-SECEM-SECEMU, Madrid.
- Pereira, J. M. C. & Itami, R. M. 1991. GIS-Based habitat modeling using logistic multiple regression: a study of the Mt. Graham Red Squirrel. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing*, 57: 1475–1486.
- Pearman, P. B., D'Amen, M., Graham, C. H., Thuiller, W. & Zimmermann, E. 2010. Within-taxon niche structure: niche conservatism, divergence and predicted effects of climate change. *Ecography*, 33: 990–1003.
- Pearson, R. G. & Dawson, T. P. 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography*, 12: 361–371.
- Pearson, R. G., Dawson, T. P., Berry, P. M. & Harrison, P. A. 2002. SPECIES: A Spatial Evaluation of Climate Impact on the Envelope of Species. *Ecological Modelling*, 154: 289–300.

- Pleguezuelos, J. M., Márquez, R. & Lizana, M. 2004. Atlas y libro rojo de los anfibios y reptiles de España. Dirección General de Conservación de la Naturaleza-Asociación Herpetológica Española, Madrid, Spain.
- Real, R., Barbosa, A. M., Porras, D., Kin, M. S., Márquez, A. L., Guerrero, J. C., Palomo, L. J., Justo, E. R. & Vargas, J. M. 2003. Relative importance of environment, human activity and spatial situation in determining the distribution of terrestrial mammal diversity in Argentina. *Journal of Biogeography*, 30: 939–947.
- Real, R., Barbosa, A. M. & Vargas, J. M. 2006. Obtaining environmental favourability functions from logistic regression. *Environmental and Ecological Statistics*, 12: 237–245.
- Real, R., Márquez, A. L., Estrada, A., Muñoz, A. R. & Vargas, J. M. 2008. Modelling chorotypes of invasive vertebrates in mainland Spain. *Diversity and Distributions*, 14: 364–373.
- Real, R., Barbosa, A. M., Rodríguez, A., García, F. J., Vargas, J. M., Palomo, L. J. & Delibes, M. 2009. Conservation biogeography of ecologically interacting species: the case of the Iberian lynx and the European rabbit. *Diversity and Distribution*, 15: 390–400.
- Real, R., Romero, D., Olivero, J., Estrada, A. & Márquez, A. L. 2013. Estimating how inflated or obscured effects of climate affect forecasted species distribution. *PLoS One*. Doi:10.1371/journal.pone.0053646.
- Romero, D., Olivero, J. & Real, R. 2012. Comparative assessment of different methods for using land-cover variables for distribution modelling of *Salamandra salamandra longirostris*. *Environmental Conservation*, 40: 48–59.
- Romero, D., Olivero, J., Márquez, A. L., Báez, J. C. & Real, R. 2013. Uncertainty in distribution forecasts caused by taxonomic ambiguity under climate change scenarios: a case study with two newt species in mainland Spain. *Journal of Biogeography*, 41: 111–121.
- Romo, H., García-Barros, E., Márquez, A. L., Moreno, J. C. & Real, R. 2014. Effects of climate change on the distribution of ecologically interacting species: butterflies and their main food plants in Spain. *Ecography*, 37: 001-10.
- Steyerberg, E. W., Borsboom G. J. J. M., van Houwelingen, H. C., Eijkemans, M. J. C. & Habbema, J. D. F. 2004. Validation and updating of predictive logistic regression models: a study on sample size and shrinkage. *Statistics in Medicine*, 23: 2567–2586.

- Supan, 1884. Mapa de oceanidad de la tierra. Índice simple de continentalidad.
- Tibshirani, R. 1996. Regression shrinkage and selection via the lasso, Journal of the Royal Statistical Society: Series B, 58: 267–288.
- Zadeh, L. A. 1965. Fuzzy sets. Information and Control, 8: 338–353.



Capítulo 6

Partición de la variación para analizar la explicación de factores climáticos y factores no climáticos en los modelos de distribución bajo escenarios de cambio climático

Partition of variation to analyze the explanatory capacity of climatic and non-climatic factors in distribution model in climate change scenarios

Este capítulo se basa en/This chapter is based on:

Real, R., Romero, D., Olivero, J., Estrada, A. & Márquez, A. L. 2013. Estimating how inflated or obscured effects of climate affect forecasted species distribution. *PlosOne*: doi:10.1371.

<http://www.plosone.org/article/info%3Adoi%2F10.1371%2Fjournal.pone.0053646>

Climate is one of the main drivers of species distribution. However, as different environmental factors tend to co-vary, the effect of climate cannot be taken at face value, as it may be either inflated or obscured by other correlated factors. We used the favourability models of four species (*Alytes dickhilleni*, *Vipera latasti*, *Aquila fasciata* and *Capra pyrenaica*) inhabiting Spanish mountains as case studies to evaluate the relative contribution of climate in their forecasted favourability by using variation partitioning and weighting the effect of climate in relation to non-climatic factors. By calculating the pure effect of the climatic factor, the pure effects of non-climatic factors, the shared climatic effect and the proportion of the pure effect of the climatic factor in relation to its apparent effect (ρ), we assessed the apparent effect and the pure independent effect of climate. We then projected both types of effects when modelling the future favourability for each species and combination of AOGCM-SRES (two Atmosphere-Ocean General Circulation Models: CGCM2 and ECHAM4, and two Special Reports on Emission Scenarios (SRES): A2 and B2). The results show that the apparent effect of climate can be either inflated (overrated) or obscured (underrated) by other correlated factors. These differences were species-specific; the sum of favourable areas forecasted according to the pure climatic effect differed from that forecasted according to the apparent climatic effect by about 61% on average for one of the species analyzed, and by about 20% on average for each of the other species. The pure effect of future climate on species distributions can only be estimated by combining climate with other factors. Transferring the pure climatic effect and the apparent climatic effect to the future delimits the maximum and minimum favourable areas forecasted for each species in each climate change scenario.

Capítulo 7

La incertidumbre taxonómica en los modelos de distribución. El caso de los tritones —género *Triturus*— en España

Taxonomic uncertainty in distribution models. The case of the newts —genus *Triturus*— in Spain



Este capítulo se basa en/This chapter is based on:

Romero, D., Olivero, J., Márquez, A. L., Báez, J. C. & Real, R. 2013. Uncertainty in distribution forecasts caused by taxonomic ambiguity under climate change scenarios: a case study with two newt species in mainland Spain. *Journal of Biogeography*, 41: 111-121. Doi: 10.1111/jbi.12189.

<http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/jbi.12189/pdf>

To analyze a source of uncertainty when forecasting the possible effects of climate change on species distributions, which may appear when the species studied have doubtful taxonomy or are subdivided into subspecies with different environmental requirements. Iberian newts (*Triturus pygmaeus* and *T. marmoratus*, a recently identified species) were used as examples. Environmental favourability models were performed on the occurrence of newts according to two taxonomic options: (1) the two species separately; and (2) the two species together, as they were considered a single species by taxonomists until recently. The models were projected to three time periods between 2011 and 2100 within a context of climate change, using two different general circulation models and two emission scenarios. We calculated the discrepancy between forecasts produced with the different taxonomic options and their consistency under the same climatic scenario. The model based on the two species together did not distinguish between particular environmental requirements of either of the two species. Discrepancy values between taxonomic options increased over time. A reduction in areas favourable to *T. pygmaeus* and its north-eastward displacement were only predicted when this species was analyzed separately. Nevertheless, the uncertainty derived from taxonomic ambiguity barely affected the predictions for *T. marmoratus*. Qualitatively and quantitatively different distribution forecasts for the two newts in the Iberian Peninsula were obtained depending on the taxonomic option considered. Taxonomic uncertainty also affected other sources of uncertainty. Some guidelines are suggested to aid in similar cases.



Capítulo 8

Incertidumbre en los modelos de distribución de las especies de vertebrados amenazados de España peninsular frente a escenarios de cambio climático

Uncertainty in distribution models of threatened vertebrate species in mainland Spain in climate change scenarios

Este capítulo se basa en/This chapter is based on:

David Romero, Jesús Olivero & Raimundo Real. In preparation. Uncertainty on distribution models of threatened vertebrates species in mainland Spain in climate change scenarios.

La modelación matemática de las distribuciones de las especies permite obtener predicciones sobre el efecto que un cambio climático podría tener sobre éstas. La veracidad de toda predicción está inevitablemente envuelta en incertidumbre. Sin embargo, la incertidumbre causada por fuentes de ambigüedad conocidas puede ser sometida a un análisis objetivo. El presente estudio es una evaluación de la incertidumbre asociada a una serie de modelos predictivos, construidos para un grupo de vertebrados amenazados en la Península Ibérica. Se han tenido en cuenta, para ello, cuatro fuentes de ambigüedad: (1) la existencia de diversos modelos de circulación atmosférica y oceánica, en los que se basan las predicciones de clima futuro; (2) distintos escenarios socio-económicos contemplados por los expertos para pronosticar cambios en el clima futuro; (3) la forma de evaluar el peso relativo del clima en los modelos predictivos, en los cuales puede aparecer combinado con otros factores; (4) y la ambigüedad existente sobre la taxonomía de algunas especies. Las dos primeras fuentes de ambigüedad se han analizado considerando los modelos de circulación CGCM2 y ECHAM4 y los escenarios de emisiones A2 y B2. Para analizar la tercera fuente de ambigüedad se han realizado predicciones basadas en la fracción de los modelos exclusivamente explicada por el factor climático, y predicciones sustentadas en la fracción de los modelos potencial, pero no exclusivamente atribuible al clima. La incertidumbre de origen taxonómico se ha analizado obteniendo, para aquellas especies con taxonomía en revisión, predicciones derivadas de considerar las especies íntegras, así como predicciones basadas en modelar la distribución de las subespecies. De este modo se han obtenido de veinticuatro a cuarenta mapas con predicciones para las especies sujetas a revisión taxonómica, y ocho para las restantes. Finalmente, las diferencias entre modelos predictivos han sido analizadas y representadas geográficamente utilizando operaciones de la lógica difusa. Ello ha permitido identificar las áreas geográficas en las que tiene lugar la mayor convergencia entre modelos para cada especie. Asimismo, se han delimitado las áreas en las que las predicciones están sometidas a mayor incertidumbre. La cuantificación del grado de incertidumbre ha proporcionado una medida del nivel de fiabilidad de las predicciones obtenidas en cada punto del espacio.

8.1 Introducción

La modelación de distribuciones ha demostrado ser de gran utilidad para la predicción de las posibles consecuencias de un cambio climático sobre la conservación de la biodiversidad (Hannah, 2002; Hijmans, 2006; Acevedo *et al.*, 2012), una de las problemáticas relevantes a las que la comunidad científica se enfrenta en la actualidad. A lo largo de las últimas décadas se ha generado una gran cantidad de información cartográfica digital referente al clima y al cambio climático (WorldClim, Hijmans *et al.*, 2005; CRU-TS2.1, Mitchell & Jones, 2005; BIOMOD, Thuiller *et al.*, 2009; escenarios de emisiones del IPCC, Nakićenović *et al.*, 2000). Ello ha permitido la obtención de numerosos modelos predictivos. Sin embargo, su aplicación ha puesto en evidencia nuevas dudas metodológicas, como son: si es preciso, o no, considerar factores ambientales diferentes del clima para construir los modelos (Márquez *et al.*, 2011; Araujo *et al.*, 2011; Beans *et al.* 2012); cuál es la forma correcta de integrar la información derivada de los distintos factores (Márquez *et al.*, 2011; Beans *et al.* 2012; Romero *et al.*, en preparación); cómo hay que analizar la incertidumbre asociada a los pronósticos de cambio climático (Elith *et al.*, 2002; Murphy *et al.*, 2004; Hernandez *et al.*, 2006; Real *et al.*, 2010; Carvalho *et al.*, 2011; Romero *et al.*, 2013; Gritti *et al.*, 2013).

Cualquier afirmación sobre el futuro está, inevitablemente, sometida a una gran incertidumbre. En los modelos de distribución y los pronósticos que se derivan de ellos, la incertidumbre genera discrepancias que pueden llevar a interpretaciones y conclusiones erróneas (Oreskes *et al.*, 1994; Knutti, 2008). Sin embargo, una parte de la incertidumbre puede ser analizada, siempre y cuando los factores que la provocan sean conocidos y cuantificables. Diferentes autores han analizado el efecto, sobre los modelos de predictivos, de la incertidumbre debida a diversas fuentes de ambigüedad: la disponibilidad de fuentes de datos alternativas sobre la distribución de las especies (Rocchini *et al.*, 2011); la ambigüedad taxonómica (Romero *et al.*, 2013); la diversidad de fuentes disponibles para la obtención de datos climáticos (Fernández *et al.*, 2013); la propia imperfección de los modelos de circulación (knutti, 2008); distintas propuestas sobre la dinámica atmosférica (modelos de circulación) y sobre la evolución futura de la situación socio-económica (escenarios de emisiones) (Real *et al.*, 2010; Bagchi, *et al.*, 2013); la variedad de aproximaciones metodológicas para la construcción de modelos de distribución de las especies (Beale & Lemon, 2012; Gritti *et al.*, 2013).

Identificar la distribución geográfica de la incertidumbre asociada a un modelo de predicción es tan importante como la representación gráfica del propio modelo (Gritti *et al.*, 2013; Kujala *et al.*, 2014), y sin embargo es algo que aún no se ha generalizado en modelación. Cuantificar y mapear de forma práctica y sencilla los efectos de la incertidumbre en las predicciones es un objetivo prioritario en conservación (Real *et al.*, 2010). El presente estudio es un análisis de la incertidumbre en los modelos de distribución, centrado en las especies amenazadas de España peninsular. Toda la biodiversidad es susceptible de soportar variaciones ante un cambio en las condiciones climáticas, pero centrar los esfuerzos en analizar las especies más sensibles permite obtener un indicador para detectar las zonas más vulnerables al cambio. Se pretende localizar las zonas en las que dichas especies son más vulnerables al cambio climático, detectar las áreas en las que los pronósticos obtenidos están más afectados por la incertidumbre, y cuantificar el grado de fiabilidad de dichos pronósticos en cada punto dentro del área de estudio.

8.2 Material y métodos

8.2.1 Especies y área de estudio

Se han seleccionado las especies amenazadas de acuerdo con las categorías de la UICN adaptadas para el territorio español (Palomo *et al.*, 2007; Pleguezuelos *et al.*, 2004; Madroño *et al.*, 2004): VU, vulnerables a la extinción; EN, en peligro de extinción; CR, en peligro crítico de extinción (ver la relación de especies en la Tabla 2.1). Se han considerado 40 especies de vertebrados amenazados de España peninsular cuya área de distribución Europea se localiza principalmente en la Península Ibérica (ver la relación de especies en la Tabla 2.1; ver contexto de estudio en Figura 8.1): once especies de anfibios, once de reptiles, doce de aves y seis de mamíferos. El anfibio *Calotriton asper* se ha incluido en el estudio, a pesar de estar actualmente catalogada como casi amenazada (NT), debido a que tiene una distribución espacialmente muy restringida, a que su hábitat se encuentra actualmente en declive, y a que algunos autores han sugerido su cambio de categoría a vulnerable (Montori & Llorente, 2008). Se ha incluido también *Salamandra salamandra* al formar parte de su distribución la subespecie amenazada *Salamandra salamandra longirostris* (VU), recientemente

considerada como especie; *S. longirostris* (Dubois & Raffaëli, 2009). Entre las aves, se han incluido *Tetrao urogallus* y *Emberiza shoeniclus* porque las subespecies que conforman sus distribuciones en España, se encuentran amenazadas: *T. urogallus cantabricus* (EN), *T. urogallus aquitanicus* (EN), *E. shoeniclus witherby* (EN) y *E. shoeniclus lusitanica* (CR). Las distribuciones, en cuadrículas UTM de 10 x 10-km, han sido obtenidas a partir de los atlas y libros rojos de distribución: Pleguezuelos *et al.* (2004) para anfibios y reptiles, Martí & Moral (2003) para las aves reproductoras, y Palomo *et al.* (2007) para los mamíferos. Se han considerado ausencias aquellas cuadrículas sin registros de presencia en los atlas consultados.

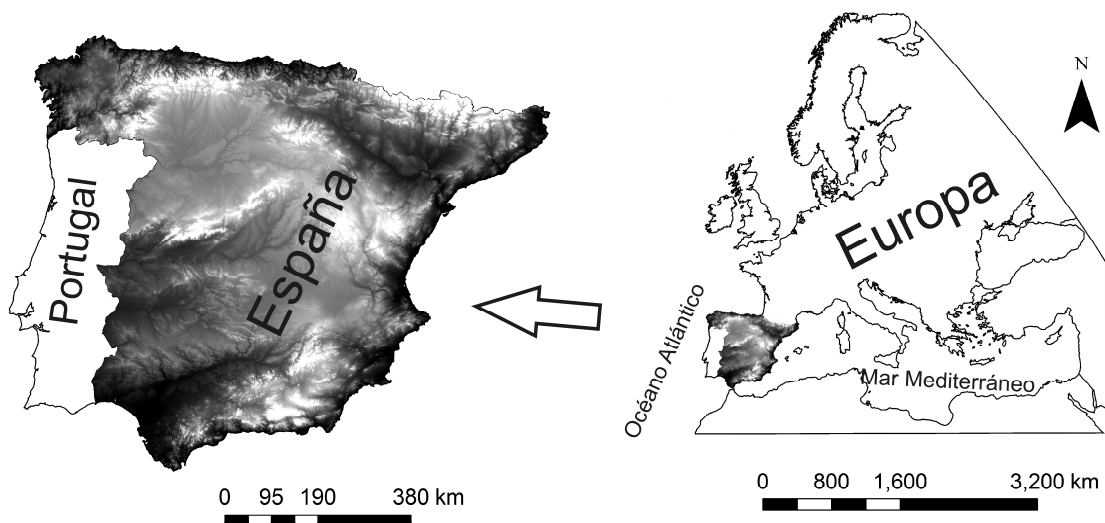


Figura 8.1 Área de estudio en un contexto Europeo.

8.2.2 Factores predictores

Para la construcción de los modelos se ha agrupado un conjunto de variables predictoras en cuatro factores con posible influencia sobre la distribución de las especies: espacial, topográfico, climático y de influencia humana (Tabla 8.1).

Tabla 8.1. Variables explicativas o independientes usadas en la obtención de los modelos de distribución.

Abreviatura	Variable	Abreviatura	Variable
Situación Espacial			
La	Latitud media (°N) ⁽¹⁾	Lo	Longitud geográfica media (°E) ⁽¹⁾
Topografía			
Alti	Altitud media (m) ⁽²⁾	Pend	Pendiente (°) (calculado a partir de la altitud) ⁽²⁾
OrW	Grados de exposición Oeste (°) ⁽²⁾	OrS	Grados de exposición Sur (°) ⁽²⁾
Clima			
TMed	Temperatura media anual (°C) ⁽³⁾	PreInv	Precipitación media en invierno (mm) ⁽³⁾
TEne	Temperatura media en Enero (°C) ⁽³⁾	TMin	Temperatura mínima (°C) ⁽⁴⁾
Tjul	Temperatura media en Julio (°C) ⁽³⁾	Tp0	Temperaturas medias por encima de 0°C
TPri	Temperatura media en primavera (°C) ⁽³⁾	Tp5	Temperaturas medias por encima de 5°C
Tver	Temperatura media en verano (°C) ⁽³⁾	Pp0	Precipitaciones medias de los días con temperaturas por encima de 0°C (mm)
Toto	Temperatura media en otoño (°C) ⁽³⁾	Pp5	Precipitaciones medias de los días con temperaturas por encima de 5°C (mm)
TInv	Temperatura media en invierno (°C) ⁽³⁾	ICon	Índice de Continentalidad (°C) ⁽⁵⁾
Prec	Precipitación media anual (mm) ⁽³⁾	GDD0	Días de crecimiento cuando la temperatura es superior a 0°C ⁽⁴⁾
PrePri	Precipitación media en primavera (mm) ⁽³⁾	GDD5	Días de crecimiento cuando la temperatura es superior a 5°C ⁽⁴⁾
PreVer	Precipitación media en verano (mm) ⁽³⁾	IO0	Índice Ombrotérmico en temperaturas por encima de 0°C (mm/°C) ⁽⁶⁾
PreOto	Precipitación media en otoño (mm) ⁽³⁾	IO5	Índice Ombrotérmico en temperaturas por encima de 5°C (mm/°C) ⁽⁶⁾
Influencia Humana			
DAut	Distancia a la autopista más próxima (Km) ⁽¹⁾	U500	Distancia a un centro urbano de más de 500.000 habitantes (km) ⁽¹⁾
U100	Distancia a un centro urbano de más de 100.000 habitantes (km) ⁽¹⁾	HPd	Densidad de población (nº habitantes/km ²) ⁽¹⁰⁾

Fuentes:

¹IGN (1999); ²Farr & Kobrick (2000); ³AEMET (2007); ⁴Pearson *et al.* (2002); ⁵Supan (1884); ⁶López Fernández & López (2008); ⁷Corine Land Cover (2000); ⁸Mapa de Forestal de España (1997); ⁹Corine Land Cover (2000) y Sistema Integrado de Información del Agua (SIA); ¹⁰ORNL (2001).

Las variables relacionadas con el factor espacial y con la topografía han sido procesadas siguiendo la metodología desarrollada por Márquez *et al.* (2011). Las variables climáticas, basadas en la temperatura y la precipitación, se han calculado a partir de los datos publicados por la Agencia Estatal de Meteorología (AEMET, 2007). Dichos datos proceden de la regionalización para España de los modelos climáticos generados por el Panel Intergubernamental de Expertos en Cambio Climático (IPCC). A partir de las variables climáticas se han calculado variables bioclimáticas con la finalidad de tener en cuenta en los modelos las posibles relaciones entre el clima y la biología de las especies (López & López, 2008; Tabla 8.1). Debido a que el fin de los modelos ha sido ser proyectados hacia el futuro, las variables climáticas utilizadas se han basado en los valores descritos para el periodo 1960-1990 por los modelos de circulación general atmosférica y oceánica (Echam-4, del Max Planck Institut für Meteorologie, Alemania, y CGCM2, del Centro Canadiense del Clima) y escenarios de emisiones (A2 y B2 Nakicenovic *et al.*, 2000), utilizados para las proyecciones (para más detalle ver capítulo 2, sección 2.1.3.3).

En todos los modelos producidos en este estudio, se ha tratado el factor espacial siguiendo la metodología de Trend Surface Analysis o análisis de tendencias de superficies (Legendre, 1993). Para ello, se ha ajustado una regresión logística para cada especie a partir de un conjunto de variables que describen la posición espacial de cada unidad geográfica: la latitud (La), la longitud (Lo), sus efectos cuadráticos, y ciertas combinaciones entre ellas — La^2 , La^3 , Lo^2 , Lo^3 , $La \times Lo$, $La^2 \times Lo$, $Lo^2 \times La$. Finalmente, se ha extraído la función logit de la ecuación logística, la “y-espacial”, que ha sido considerada una variable más en el proceso de construcción del modelo.

8.2.3 Modelos de distribución

Previamente a la obtención de los modelos, y con el fin de evitar el error estadístico tipo I debido al elevado número de variables independientes, antes de construir los modelos se ha aplicado el procedimiento de Benjamini & Hochberg (1995) para el cálculo de la Tasa de Descubrimiento Falso o False Discovery Rate (FDR). De este modo, se han considerado aceptables sólo aquellas variables cuya relación con las presencias/ausencias de la especie ha sido significativa bajo un FDR con $q < 0.05$ (para

más detalle ver capítulo 2, sección 2.1.5). Así mismo, para evitar problemas de multicolinealidad entre las variables independientes (Jiménez-Valverde & Lobo, 2006; Real *et al.*, 2008), se han seleccionado como candidatas a entrar en un modelo sólo aquellas variables no correlacionadas entre sí (<0.8 según el coeficiente de correlación de Spearman). Cuando se ha detectado una correlación alta, se ha permitido la entrada sólo a la variable con mayor significación en su relación con las presencias/ausencias de la especie. Con estas variables se han construido varios modelos de favorabilidad para cada especie, utilizando la Función de Favorabilidad (Real *et al.*, 2006; Acevedo & Real, 2012). El procedimiento utilizado ha sido la construcción de una regresión logística multifactorial mediante el método por pasos hacia delante, y la transformación de la ecuación de regresión logística en la ecuación de Favorabilidad (ver capítulo 2, apartado 2.1.4). El peso relativo de las distintas variables en los modelos se ha estimado utilizando el test de Wald (1943). Los modelos han sido proyectados a distintos periodos de futuro (2011-2040; 2041-2070; 2071-2100). Para ello, los valores de las variables climáticas que han entrado en la ecuación de los modelos de favorabilidad actual han sido sustituidos por valores predichos correspondientes a cada periodo temporal futuro.

8.2.4 Proyección al futuro de los modelos de distribución, y fuentes de ambigüedad consideradas en los pronósticos

Se han tenido en cuenta cuatro fuentes de ambigüedad:

- 1) La existencia de diversos modelos de circulación atmosférica y oceánica (GCM, del inglés "General Circulation Model"), formas de describir la dinámica global de la atmósfera y los océanos, en las que se basan las predicciones de clima futuro. Se han considerado dos modelos alternativos: Echam-4, del Max Planck Institut für Meteorologie, Alemania, y CGCM2, del centro Canadiense del Clima.
- 2) Distintos escenarios socio-económicos contemplados por los expertos para pronosticar cambios en el clima futuro, y que condicionan la forma en que podría evolucionar el clima a lo largo del siglo XXI. Se han considerado los escenarios A2 y B2 propuestos por el IPCC (Nakicenovic *et al.* 2000) (detalles

en el capítulo 2, apartado 2.1.3.3). Recientemente se han propuesto nuevos escenarios de emisiones encaminados a sustituir a los anteriores (Scafetta, 2012). Estos poseen datos relativos a cuatro escenarios y múltiples modelos de circulación atmosférica para todo el mundo (WorldClim: <http://www.worldclim.org>). Sin embargo, aún no existen regionalizaciones de dichas predicciones para España con el grado de fiabilidad de las utilizadas en este estudio (basadas en datos de 2326 estaciones meteorológicas para las precipitaciones y 373 para las temperaturas, frente a las sólo 134 utilizadas en España por WorldClim).

- 3) El grado de participación real que el clima tiene en los modelos de favorabilidad. Para ello se han realizado pronósticos basados en la fracción de los modelos exclusivamente explicada por el factor climático (el "efecto puro" del clima), y pronósticos sustentados en la fracción de los modelos que es potencial, si bien no exclusivamente, atribuible al clima (el "efecto aparente" del clima). Se ha utilizado el método desarrollado por Real *et al.* (2013) (ver capítulo 6, apartado 6.2.3).
- 4) La ambigüedad taxonómica, se ha considerado sólo en aquellos casos en los que la categorización taxonómica aplicable a un conjunto de poblaciones esté actualmente en discusión, o lo haya estado recientemente. En dichos casos se han realizado modelos alternativos considerando las situaciones taxonómicas previas y posteriores a la revisión. *Salamandra salamandra longirostris* ha sido recientemente considerada una especie separada de *S. salamandra* (García-París *et al.*, 1998; Dubois & Raffaëli, 2009), denominada *S. longirostros* o Salamandra penibética (Joger & Steinfartz, 1994; Dubois & Raffaëli, 2009). Por esta razón, se ha analizado la especie tal como se concibe en la actualidad, y también por separado, las dos especies que resultarían de la escisión. *Calotriton arnoldi* ha sido separada recientemente de *Calotriton asper* (Carranza *et al.*, 2005), y por ello se ha analizado tanto las dos especies juntas como por separado. Finalmente, *Iberolacerta monticola* (Pleguezuelos *et al.*, 2004), ha sido recientemente dividida en *I. monticola*, *I. cyreni* (Arribas *et al.*, 2004; Martín, 2009), *I. martinezricai* (Arribas *et al.*, 2004) e *I. galani* (Arribas *et al.*, 2006), consideradas durante años poblaciones de *I. monticola* (Carranza *et al.*, 2004; Pleguezuelos *et al.*, 2004). La opción taxonómicas resultante de la

escisión de una especie han dado lugar, por tanto, a dos o más modelos. Con el fin de comparar los modelos basados en varias especies con aquel basado en una sola especie, los primeros han sido unidos aplicando la "unión difusa" (Zadeh, 1965), consistente en adjudicar a cada cuadrícula el valor más alto de favorabilidad observado en cualquiera de los modelos.

Tras tener en cuenta estas fuentes de variación, se han obtenido ocho predicciones diferentes para cada especie y periodo, resultantes de la combinación de dos modelos de circulación atmosférica, dos escenarios de emisiones, y la posibilidad de considerar el efecto puro y el efecto aparente del clima para la predicción. En el caso de las especies afectadas por ambigüedad taxonómica, el número de predicciones ha sido veinticuatro para *Calotriton* y *Salamandra*, y cuarenta para *Iberolacerta*.

8.2.5 Favorabilidad consensuada

La lógica difusa, aplicada a la modelación ambiental de la distribución, permite entender cómo una especie tiene un cierto grado de pertenencia a cada punto del conjunto difuso de áreas que son favorables para su presencia (Estrada, 2008). Se han aplicado diferentes operaciones de lógica difusa para obtener *índices de consenso* que combinan la información de las diferentes predicciones realizadas para un mismo periodo. Estos índices permiten además evaluar el grado de incertidumbre en los distintos puntos del área de estudio.

Para cada especie, cuadrícula de UTM, e intervalo temporal, se han calculado tres valores diferentes de *favorabilidad consensuada* a partir de la unión (valor máximo), la intersección (valor mínimo) y la media aritmética de la favorabilidad predicha por los distintos modelos obtenidos. Una vez cartografiada, la *favorabilidad consensuada* procedente de la media implica la representación geográfica de cómo convergen todos los modelos mediante un consenso de centralización. Las procedentes de la unión y la intersección proporcionan, respectivamente, los límites de favorabilidad superior e inferior predichos. Así, la *favorabilidad consensuada* a través de la unión indica la predicción más favorable, mientras que, a través de la intersección, se obtiene una predicción conservativa de la favorabilidad.

8.2.6 Evaluación de la incertidumbre

Se ha estimado el *grado de incertidumbre* en cada cuadrícula utilizando el concepto de "diferencia simétrica" entre conjuntos borrosos (Szmidt & Kacprzyk, 2000; Alsina & Trillas, 2005). La diferencia simétrica mide el grado en que cada cuadrícula pertenece al conjunto de las áreas favorables según dos conjuntos borrosos A y B, pero no a su intersección, y se calcula según la siguiente fórmula:

$$A \Delta B = (A - B) \cup (B - A) = (A \cap B') \cup (B \cap A') = (A \cup B) \cap (A \cap B)'$$

donde A', B' y (A ∩ B)' representan los conjuntos complementarios de A, B y (A ∩ B), respectivamente. Considérense las favorabilidades f_A y f_B como los grados de pertenencia de una cuadrícula j a los conjuntos de áreas favorables para una especie, según dos modelos de favorabilidad alternativos A y B, respectivamente. A y B representan modelos para una misma especie, contruidos sobre asunciones diferentes basadas en una sola fuente de ambigüedad conocida (por ejemplo, dos GCM), mientras que las asunciones basadas en el resto de fuentes de ambigüedad permanecen constantes. La diferencia simétrica entre las favorabilidades f_A y f_B se define según esta fórmula:

$$f_{A\Delta B}(j) = |f_A(j) - f_B(j)|$$

Se ha calculado la diferencia simétrica entre todos los pares de modelos cuya diferencia radica en la consideración de una única fuente de ambigüedad. Por ejemplo, para una especie y periodo temporal, se ha calculado la diferencia simétrica entre todos los pares de modelos contruidos sobre dos GCM diferentes, pero basados en un mismo escenario socio-económico, una misma forma de estimar el grado de participación del clima, y una misma opción taxonómica. Finalmente, todos los valores de diferencia simétrica obtenidos según las distintas fuentes de ambigüedad han sido agrupados mediante la unión, es decir, a través de la elección del máximo valor de diferencia en cada cuadrícula. El resultado de esta unión constituye el *grado de incertidumbre* en una cuadrícula j (GI_j) para una especie y periodo temporal determinado. La representación cartográfica de GI_j permite identificar el grado de fiabilidad de las predicciones en cada cuadrícula del área de estudio (ver apéndices 3, uncertainty in distribution forecasts).

8.2.7 Pronósticos sobre la diversidad de especies amenazadas frente al cambio climático

A partir de los modelos predictivos obtenidos para cada especie i , se ha analizado cuáles podrían ser los puntos críticos en España peninsular para la conservación futura de la diversidad de especies de vertebrados amenazados. Para ello, se ha aplicado un índice de diversidad basado en la lógica difusa, que mide la *favorabilidad acumulada*, en cada cuadrícula j , para las n especies consideradas en este análisis (Estrada *et al.*, 2008; Fa *et al.*, en prensa) (ver apéndice 4, *favorabilidad acumulada*). Para delimitar taxonómicamente las especies se ha considerado, en aquellos casos sujetos a ambigüedad taxonómica, el criterio actualmente recogido por la Lista Roja de la UICN (IUCN Red List, <http://www.iucnredlist.org/details/59467/0>): *Calotriton asper*, *C. arnoldi*, *Iberolacerta monticola*, *I. cyreni*, *I. galani* e *I. martinezricai*, se han considerado especies separadas, y en cambio, *Salamandra salamandra longirostris* se ha tratado como subespecie de *S. salamandra*. El índice de *favorabilidad acumulada* se ha definido según la ecuación siguiente:

$$FA_j = \sum_{i=1}^n (F_{ij})$$

El índice de *favorabilidad acumulada* (FA_j) se ha aplicado por separado a los tres modelos utilizados de *favorabilidad consensuada*. Así mismo, se ha calculado la *incertidumbre acumulada* (IA_j) con la fórmula siguiente:

$$IA_j = \sum_{i=1}^n (GI_{ij})$$

donde GI_{ij} es el *grado de incertidumbre* asociado a las predicciones para la especie i en una cuadrícula j (ver apéndice 4, *incertidumbre acumulada*).

8.3 Resultados

8.3.1 Partición de la variación: Clima vs. No clima

Para el 72.5% de las especies, el efecto aparente del clima ha explicado más del 40% de la distribución de las especies en el 81% de los modelos de anfibios, el 64% de los de reptiles, el 67% de los de aves, y el 83% de los de mamíferos (Apéndice 3,

esquema de partición de la variación). Sólo en un 17.5% de los modelos, el 40% de la distribución ha sido explicada por el efecto puro del clima, en un 9% de los modelos de anfibios, un 27% de los de reptiles, un 25% de los de aves, y en ninguno de los de mamíferos.

8.3.2 Factores y variables en los modelos

En el Apéndice 1 se muestran las variables que han entrado en cada modelo para cada grupo taxonómico. El peso relativo de cada variable, según el test de Wald, se muestra en el Apéndice 2. En más del 95% de los modelos ha entrado alguna variable climática, aunque sólo en el 34% al menos una variable climática ha obtenido un peso relativo por encima de la mediana. El factor espacial ha entrado en el 84% de los modelos, y en el 70% de los modelos, alguna variable del factor espacial ha obtenido un relativo por encima de la mediana (Apéndice 2) —en un 90% de los anfibios y mamíferos, un 60% de los reptiles y un 47% de las aves—. En cambio, los reptiles son el grupo en que más veces ha faltado el factor espacial (un 33%). El factor topográfico ha entrado en el 88% de los modelos, no faltando para ninguno de los anfibios. En un 44% de los modelos, al menos una variable topográfica ha superado la mediana del peso relativo. El factor humano ha sido el menos frecuente en los modelos, ya que ha estado presente en sólo el 69% de los modelos. Los reptiles son el grupo en que el factor humano ha sido el más importante (fue el más importante en el 42% de sus modelos). En cambio, es en los mamíferos donde más veces ha faltado (un 44%). Sólo en el 19% de los modelos de mamíferos, una de las variables de influencia humana ha obtenido un peso relativo mayor que la mediana.

No se han detectado grandes diferencias en la importancia relativa de los diferentes factores, cuando se comparan modelos de distribución realizados con diferentes modelos de circulación. En cualquier caso, el modelo de circulación CGCM2 ha producido más modelos en los que al menos una variable topográfica, una climática o una del factor humano presenta un peso relativo superior a la media (un 46%, un 36% y un 21%, respectivamente, frente al 40%, el 30% y el 15% producidos por ECHAM4). En cambio, el factor espacial ha mostrado pesos relativos sobre la mediana, con más

frecuencia, en los modelos contruidos con ECHAM4 (75%, frente a un 67% en los contruidos con CGCM2).

8.3.3 El comportamiento de la favorabilidad ambiental en los pronósticos

Teniendo en cuenta el efecto aparente del clima, en el 45% de los modelos para los vertebrados amenazados las áreas favorables podrían aumentar a lo largo del siglo XXI. En cambio, para el 34% de las especies se predice una disminución del área favorable, y para el 21% se predice que permanezca constante. Los mamíferos son el grupo con un mayor número de modelos (un 68%) en los que la favorabilidad ambiental disminuiría, siempre según el efecto aparente del clima. En el resto de grupos, la favorabilidad podría disminuir tan sólo en el 27% de los anfibios, el 18% de los reptiles y el 42% de las aves. Sin embargo, esta disminución podría ser más intensa que la predicha para los mamíferos (ver Apéndice 3, partición de la variación y predicciones).

Cuando se analizan las predicciones basadas en el efecto puro del clima, una gran mayoría de las especies (el 81%) parecen no verse afectadas por el cambio climático a lo largo del siglo XXI. Sólo en el 7% de los modelos se ha detectado un posible aumento de la favorabilidad en el tiempo, mientras que el 12% de las especies podría ver disminuidas sus áreas favorables.

Es relevante destacar que para *Rana pyrenaica*, *Arvicola sapidus*, *Galemys pyrenaicus* y *Microtus cabreræ*, todos los modelos basados en el efecto aparente del clima han diagnosticado una disminución de la favorabilidad a lo largo del siglo XXI. Así mismo, para *Iberolacerta monicola* y *Chersophilus duponti* dicha reducción se da en todos los modelos, independientemente de las opciones metodológicas utilizadas.

No se han detectado diferencias relevantes entre modelos de distribución derivadas del uso de diferentes modelos de circulación y escenarios de emisiones. Sólo en algunas especies se predicen tendencias opuestas cuando se utilizan distintos modelos de circulación: *Alytes dickhilleni*, *Algyroides marchi*, *Chioglossa lusitanica*, *Lepus castroviejoi*, y *Pterocles alchata*. Esto sólo se observa al considerar el efecto aparente del clima.

Los mapas de consenso contruidos para cada especie, en función de tres índices de consenso (intersección, unión y media de la favorabilidad), se muestran en el apéndice 3 para cada especie (Favorabilidad consensuada).

El comportamiento predicho para la favorabilidad acumulada, muestra un aumento general de la diversidad (Apéndice 4) a lo largo del siglo XXI. Este aumento se produce, fundamentalmente, en la parte suroccidental-central de la Península Ibérica. En cambio, se observa una disminución de la riqueza esperada en la región nororiental, concretamente en el valle del Ebro y en los Pirineos.

8.3.4 La incertidumbre en los modelos

Se ha detectado incertidumbre en predicciones realizadas para el 92.5% de las especies analizadas (Apéndice 3, predicciones). En el 87.5 de las especies con predicciones inciertas, el grado de incertidumbre ha sido menor en el primer periodo y se ha incrementado en los pronósticos referidos a periodos más lejanos en el tiempo. Sólo para los pronósticos de *Chersophilus duponti* y *Oxyura leucocephala*, la incertidumbre ha disminuido a lo largo del siglo XXI. Por otro lado, en la mayoría de los casos en que hay incertidumbre, esta se localiza en las zonas limítrofes de la distribución o en zonas actualmente desocupadas por las especies (ver Apéndice 3, distribución de la incertidumbre).

La diversidad de vertebrados amenazados, según la favorabilidad acumulada, muestra un grado de incertidumbre que aumenta con el tiempo en el territorio de estudio (Apéndice 4). La incertidumbre se concentra principalmente en zonas del centro y el sureste peninsular, así como en los Pirineos (Apéndice 4).

8.4 Discusión

8.4.1 Implicación de los distintos factores en los modelos de los vertebrados amenazados

Los resultados del presente trabajo manifiestan diferencias en el peso relativo que los diferentes factores ambientales tienen en la explicación de las distribuciones.

Esto es válido también para los modelos cuyo fin es analizar efectos del cambio climático sobre la distribución de las especies (Márquez *et al.*, 2011; capítulo 6, Real *et al.*, 2013; capítulo 5, Romero *et al.*, enviado). Mientras que el efecto aparente del clima ha resultado importante en más del 70% de los modelos, el efecto puro del clima sólo ha sido relevante en un 17.5%. Por ello, una gran parte de la implicación del clima en la explicación de las distribuciones reside en su intersección con el resto de factores, es decir: en la mayoría de los modelos, es imposible separar la proporción explicada por el clima de la proporción explicada por otros factores (ver también el capítulo 6, Real *et al.*, 2013).

Los distintos grupos de vertebrados han mostrado algunas diferencias con respecto a la importancia del clima en sus distribuciones. En mamíferos y anfibios, los factores más explicativos han sido el espacio, la topografía y la influencia humana, siendo el primero el más importante de los tres. En las aves, y sobre todo en los reptiles, por el contrario, el clima ha sido el factor más importante, incluso cuando se ha considerado su efecto puro. Este hecho podría explicarse por la mayor capacidad de dispersión de las aves, lo que las hace estar menos condicionadas por eventos históricos y barreras geográficas (Cumming *et al.*, 2012). Las aves son, además, el grupo en el que influencia humana ha resultado menos importante, posiblemente influenciado también por su mayor capacidad de movimiento. Por su parte, los reptiles poseen requerimientos fisiológicos muy dependientes de la temperatura (Adolph & Porter, 1993; Salvador, 1998), lo cual explicaría que sus distribuciones dependan, fundamentalmente, del clima. Al contrario que en las aves, el factor humano ha sido muy relevante para los reptiles, probablemente por su menor movilidad, actualmente muy condicionada por estructuras humanas como las carreteras (Shepard *et al.*, 2008).

8.4.2 Efecto del cambio climático sobre los vertebrados amenazados

Al hablar de cambio climático y de su posible efecto sobre la biodiversidad, muchos autores se centran en el efecto negativo de un cambio climático sobre la naturaleza (Stuart *et al.*, 2004; Bellard *et al.*, 2012). Los resultados del presente trabajo, así como el de otros autores (Araújo *et al.*, 2006; capítulo 7, Romero *et al.*, 2013) han detectado efectos neutros o incluso positivo para algunas de las especies. Entre otros

motivos, las especies podrían adaptarse a las nuevas condiciones (Hoffman & Sgrò, 2011) modificando su rango de distribución (Prentice *et al.*, 1991; Moreno-Rueda, 2011), su fenología (Bellard *et al.*, 2012; Parmesan, 2006), o su fisiología (Johansen & Jones, 2011). Sin embargo, ante respuestas de las especies que impliquen un desplazamiento de sus distribuciones, podría surgir el efecto barrera por impedimento físico al desplazamiento, debido formaciones lineales naturales, a infraestructuras humanas y a la propia movilidad de las especies (Rey Benayas *et al.*, 2005).

Entre los mamíferos se ha detectado el mayor número de especies con modelos que predicen una disminución futura de la favorabilidad (Apéndices 3, predicciones). Le siguen las aves, y en extremo opuesto se encuentran los anfibios y los reptiles. Que estos últimos presenten pronósticos menos impactantes frente al cambio climático contrasta con la mayoría de los estudios realizados hasta ahora en este campo (Sala *et al.*, 2000; Araújo *et al.*, 2006; Aragón *et al.*, 2010). En cualquier caso, la disminución prevista en los valores de favorabilidad para los mamíferos es menor que en la del resto de especies cuya favorabilidad podría verse afectada negativamente —*Alytes dickhilleni*, *Chioglossa lusitanica*, *Salamandra longirostris*, *Chersophilus duponti*, *Pterocles alchata*, *Tetrao urogallus*, *Iberolacerta bonnali*, *Iberolacerta monticola* (Apéndice 3.1, 3.2, 3.6, 3.19, 3.23, 3.26, 3.12 y 3.9)—.

8.4.3 Grado de incertidumbre en los modelos

Recientemente, algunos autores se han percatado de la importancia que el efecto que distintas fuentes de ambigüedad puede tener sobre las predicciones de las distribuciones (Real *et al.*, 2010; Fernández *et al.*, 2013; Gritti *et al.*, 2013; Kujala *et al.*, 2013). Fernández *et al.* (2013) evaluaron en qué medida la ambigüedad en los datos climáticos de partida —un desajuste espacial y/o temporal entre las estaciones meteorológicas de partida y los datos de distribución de las especies— puede conducir a errores de predicción en los modelos. Real *et al.* (2010) cuantificaron la incertidumbre en los pronósticos de cambio climático debida a los distintos modelos de circulación atmosférica y escenarios de emisiones. Gritti *et al.* (2013) estimó y mapeó la incertidumbre debida al hecho de obtenerse diferentes modelos de distribución para las mismas especies. Finalmente, Kujala *et al.* (2013) mapearon la variabilidad en los

modelos debida a la existencia de distintos modelos de nicho y de distintos escenarios de emisiones; confirmaron también que los modelos proyectados hacia el futuro contienen más incertidumbre que los obtenidos para el presente. La principal aportación del presente estudio ha sido, por primera vez en pronósticos frente a escenarios de cambio climático, determinar cómo se distribuye geográficamente la incertidumbre debida a una combinación de ambigüedades que afectan a las predicciones. Se ha detectado incertidumbre en la mayoría de los pronósticos (Apéndice 3, distribución de la incertidumbre), indicando discrepancias entre los distintos modelos de circulación atmosférica, escenarios de emisiones y/o grados de participación del clima. Además, en las distintas especies con ambigüedad en la taxonomía (*Calotriton*, *Salamandra* e *Iberolacerta*), se ha detectado también incertidumbre incorporada a los pronósticos por dicha ambigüedad (Apéndices 3.3, 3.6 y 3.9, favorabilidad e incertidumbre taxonómicas). En la mayoría de los casos, la incertidumbre en las predicciones aumenta en el tiempo a lo largo del siglo XXI, lo cual coincide con lo observado por otros autores (ver Kujala *et al.* 2013). Sólo para dos especies, *Chersophilus duponti* y *Oxyura leucocephala*, la incertidumbre ha mostrado una disminución considerable en el tiempo.

Geográficamente, de forma general, la incertidumbre se ha localizado en los límites de las distribuciones de las especies. Ello indica que es en los bordes de las distribuciones, así como en las zonas de donde las especies están actualmente ausentes, donde las predicciones entre modelos alternativos difieren con más frecuencia (Apéndice 3, distribución de la incertidumbre). Además, puede interpretarse que los modelos han generado, en la mayoría de los casos, predicciones que han coincidido en las zonas favorables para las especie, a pesar de la ambigüedad existente.

En cuanto a la localización de la incertidumbre acumulada (Apéndice 4), que se asocia a la distribución de la diversidad de especies amenazadas en el futuro, los pronósticos también han resultado más inciertos a finales que a comienzos del siglo XXI. De esta manera, la mayor incertidumbre acumulada se ha detectado en el sureste peninsular y en la zona prepirenaica. La primera de estas zonas coincide con territorios donde actualmente hay menos riqueza específica, lo que podría explicar la mayor discrepancia relativa entre los modelos. Sin embargo, la incertidumbre en los Pirineos se da en zonas con presencia de distintas especies. Si se analiza la diferencia entre los consensos más y menos estrictos, se entiende que la discrepancia entre modelos para esta zona se deben a que, para algunas especies pirenaicas, los pronósticos han

diagnosticado una disminución de la favorabilidad en el tiempo, y en cambio han diagnosticado un aumento para otras.

8.4.4 Zonas más vulnerables al cambio climático

Según los resultados obtenidos, las zonas donde se dan las condiciones ambientales más favorables para un mayor número de especies se han localizado en la mitad suroccidental del país (Apéndice 4), entre la depresión del Guadalquivir y la Cordillera Central, así como en Asturias y en grado menor en Galicia, tanto para las predicciones actuales, como para los pronósticos de futuro. En dicha zona, además, el grado de incertidumbre acumulado ha sido bajo en términos relativos, lo que demuestra consistencia entre los pronósticos para la variabilidad analizada a pesar de las distintas fuentes de ambigüedad.

Por otro lado, la zona nororiental ha sido el territorio menos favorable y con más fluctuaciones en los pronósticos, lo cual se refleja en los índices de consenso acumulado así como en la mayor incertidumbre acumulada.

La comunidad científica podría incorporar esta información para establecer los puntos críticos para la conservación futura de la diversidad de vertebrados amenazados en España peninsular. Además, como discutieron Kujala *et al.* (2013), investigadores y gestores deberán decidir si, con el fin de conservar la biodiversidad, es más importante proteger territorios con condiciones ambientales favorables para un mayor número de especies en el presente, o bien es necesario proteger territorios con mejores condiciones en el futuro. Finalmente, desde el punto de vista de la gestión y conservación de las especies analizadas, se debería prestar atención a aquellas especies para las que se ha predicho una disminución en la favorabilidad. Tienen especial interés aquellas especies cuyos diversos pronósticos han coincidido en señalar una disminución importante de la favorabilidad. Esto se ha observado en *Iberolacerta monícola* y en *Chersophilus duponti*.

Se concluye que un cambio climático indudablemente conllevará cambios sobre la biodiversidad que tendrán repercusiones tanto positivas como negativas sobre las especies, y que se manifestará en cierta medida en modificaciones en la distribución de

las especies. La metodología propuesta en este capítulo es útil para conocer las zonas coincidentes entre pronósticos obtenidos a partir de distintas premisas conceptuales. Los avances en modelación no pueden pretender eliminar la incertidumbre de los modelos, pues a menudo ésta se debe a la propia complejidad de la naturaleza y a nuestro conocimiento incompleto sobre su funcionamiento. En cambio, localizando las zonas en las que la incertidumbre es mayor puede evaluarse dónde los pronósticos son menos fiables. Ello permite definir geográficamente las limitaciones de un determinado modelo a la hora de predecir efectos del cambio climático sobre la distribución de una especie.

Acknowledgements

D. Romero was supported by a grant from the “Ministerio de Ciencia e Innovación”, AP2007-03633.

8.5. Referencias bibliográficas

- Acevedo, P., Jiménez-Valverde, A., Melo-Ferrera, J., Real, R. & Alves, P. C. 2012. Parapatric species and the implications for climate change studies: a case study on hares in Europe. *Global Change Biology*, 18: 1509–1519.
- Adolph S. C. & W. Porter. 1993. Temperature, activity and lizard life histories. *The American Naturalist*, 142: 273–295.
- A.E.M.E.T. 2007. Spanish Ministry of Agriculture, Food and Environment. Available at: <http://escenarios.inm.es/> (accessed June 2007).
- Alsina, C., & Trillas, E. 2005. On the symmetric difference of fuzzy sets. *Fuzzy Sets Syst.*, 153: 181–194.
- Aragón, P., Rodríguez, M. A., Olalla-Tárraga, M. A. & Lobo, J. M. 2010. Predicted impact of climate change on threatened terrestrial vertebrates in central Spain highlights differences between endotherms and ectotherms. *Animal Conservation*, 13: 363–373.
- Araújo, M.B., Cabeza, M., Thuiller, W., Hannah, L., Williams, P.H. 2004. Would climate change drive species out of reserves? An assesment of existing reserve-selection methods. *Global Change Biology*, 10: 1618–1626.
- Araújo, M.B., Thuiller, W. & Pearson, R.G. 2006. Climate warming and the decline of amphibians and reptiles in Europe. *Journal of Biogeography*, 33: 1712–1728.
- Araújo, M. B., Guilhaumon, F., Neto, D. R., Pozo, I. & Calamaestra, R. 2011. Impactos, vulnerabilidad y adaptación al cambio climático de la biodiversidad Española. 2 Fauna de vertebrados. Dirección general de medio Natural y Política Forestal. Ministerio de medio ambiente y medio rural y marino, Madrid, 640 pp.
- Arribas, O. & Carranza, S. 2004. Morphological and genetic evidence of the full species status of *Iberolacerta cyreni martinezricai* (Arribas, 1996). *Zootaxa*, 634: 1–24.
- Arribas, O., Carranza, S. & Odierna, G. 2006. Description of a new endemic species of mountain lizard from Northwestern Spain: *Iberolacerta galani* sp. nov. (Squamata: Lacertidae). *Zootaxa*, 1240: 1–55.
- Beale, C. M. & Lennon, J. J. 2012. Incorporating uncertainty in predictive species distribution modelling. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Science*, 367: 247–258.

- Beans C. M., Kilkenny, F. F. & Galloway, L. F. 2012. Climate suitability and human influences combined explain the range expansion of an invasive horticultural plant. *Biological Invasions*, 14: 2067–2078.
- Bellard, C., Bertelsmeier, C., Leadley, P., Thuiller, W. & Courchamp, F. 2012. Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology Letters*, 15: 365–377.
- Carranza, S. & Amat, F. 2005. Taxonomy, biogeography and evolution of *Euproctus* (Amphibian: Salamandridae), with the resurrection of the genus *Calotriton* and the description of a new endemic species from the Iberian Peninsula. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 145: 555–582.
- Carvalho, S. B., Brito, J. C., Crespo, E. J., Watts, M. E. & Possingham, H. P. 2011. Conservation planning under climate change: toward accounting for uncertainty in predicted species distributions to increase confidence in conservation investments in space and time. *Biological conservation*, 144: 2020–2030.
- Corine Land Cover. 2000, revisado para el 2006. CLC2000. Ministerio de Fomento. Gobierno de España. <http://www.ign.es/ign/layoutIn/corineLandCover.do>. (accessed September 2007)
- Corine Land Cover. 2000. Revisado para el 2006 y ampliado a su vez con la información del Sistema Integrado de Información del Agua (SIA). Ministerio de Fomento. <http://www.ign.es/ign/layoutIn/corineLandCover.do> (accessed September 2007).
- Cumming, G. S., Gaidet, N. & Ndlovu, M. 2012. Towards a unification of movement ecology and biogeography: conceptual framework and a case study on Afrotropical ducks. *Journal of Biogeography*, 39: 1401–1411.
- Dubois, A. & Raffaëli, J. 2009. A new ergotaxonomy of the family Salamandridae Goldfuss, 1820 (Amphibia, Urodela). *Alytes*, 26: 1–85.
- Dominisch, S., Araújo, M. B., Bonada, N., Pauls, S. U., Jähnig, S. C. & Haase, P. 2013. Modelling distribution in European stream macroinvertebrates under future climates. *Global Change Biology*, 19: 752–762.
- Elith, J., Burgman, M. A. & Regan, H. M. 2002. Mapping epistemic uncertainties and vague concepts in predictions of species distributions. *Ecological Modelling*, 157: 313–329.
- Fa, J. E., Olivero, J., Farfán, M. A., Márquez, A. L., Vargas, J. M., Real, R., Nasi, R. En prensa. Integrating Sustainable Hunting in Biodiversity Protection in Central Africa: Hot Spots, Weak Spots, and Strong Spots. *PLoS ONE*.

- Fernández, M., Hamilton, H. & Kueppers, L. M. 2013. Characterizing uncertainty in species distribution models derived from interpolated weather station data. *Ecosphere*. <http://dx.doi.org/10.1890/ES13-00049.1>.
- Farr, T. G. & Kobrick, M. 2000. Shuttle Radar Topography Mission produces a wealth of data. *EOS Transactions, American Geophysical Union*, 81; 583–585.
- García-París, M., Montori, A. & Herrero, P. 2004. Amphibia, Lissamphibia. In: Fauna Ibérica, Volumen 24, ed. M. A. Ramos, J. Alba, X. Bellés, J. Gosálbez, A. Guerrero, E. Macpherson, J. Serrano, J. Templado. Madrid, Spain: Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, pp. 43-275.
- Gritti, E. S., Deputié, A., Massol, F. & Chuine, I. 2013. Estimating consensus and associated uncertainty between inherently different species distribution models. *Methods in Ecology and Evolution*. doi: 10.1111/2041-210X.12032.
- Hannah, L., Midgley, G. F. & Millar, D. 2002. Climate change-integrated conservation strategies. *Global Ecology & Biogeography*, 11: 485–495.
- Heger, T. J., Mitchell, E. A. D., Ledeganck, P., Vincke, S., Van de Vijver, B. & Beyens, L. 2009. The curse of taxonomic uncertainty in biogeographical studies of free-living terrestrial protists: a case study of testate amoebae from Amsterdam Island. *Journal of Biogeography*, 36: 1551–1560.
- Hernandez, P. A., Graham, C., Master, L. L. & Albert, D. L. 2006. The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modelling methods. *Ecography*, 29: 773–785.
- Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G., Jarvis, A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of climatology*, 25: 1965–1978.
- Hijmans, R. J. & Graham, C. H. 2006. The ability of climate envelope models to predict the effect of climate change on species distributions. *Global change biology*, 12: 2272–2281.
- I.G.N. 1999. Mapa de Carreteras. Península Ibérica, Baleares y Canarias. Instituto Geográfico Nacional, Ministerio de Fomento. Madrid, Spain.
- IPCC. 2007. Summary for policymakers climate change 2007: the physical science basis. In: Solomon S, Qin D, Manning M, Chen Z, Marquis M, Averyt KB, Tignor M, Miller HL (eds.). Contribution of working group I to the fourth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. Cambridge University Press, Cambridge.

- Jiménez-Valverde, A., Lobo, J. M. 2006. Distribution determinants of endangered Iberian Spider *Macrothele calpeiana* (Areneae, Hexathelidae). *Environmental Entomology*, 35: 1491–1499.
- Joger, U., & Steinfartz, S. 1994. Zur subspezifischen Gleiderung der südiberischen Feuersalamander (*Salamandra salamandra-complex*). *Abhandlungen und Berichte für Naturkunde. Museum für Naturkunde, Magdeburg*, 17: 83–98.
- Johansen, J. L. & Jones, G.P. 2011. Increasing ocean temperature reduces the metabolic performance and swimming ability of coral reef damselfishes. *Global Change Biology*, 17: 2971–2979.
- Knutti, B. R. 2008. Should we believe model predictions of future climate change? *Philosophical transactions of the Royal society*, 366: 4647–4664.
- Kujala, H., Moilanen, A., Araújo, M. B. & Cabeza, M. 2014. Conservation planning with uncertain climate change projections. *PLoS One*. Doi: 10.1371/journal.pone.0053315.
- López Fernández, M. L., & López F., M. S. 2008. Artículo 1: Ideas básicas de “Global Bioclimatics”, del profesor Rivas-Martínez. Guía para reconocer y clasificar las unidades bioclimáticas. *Publicaciones de Biología de la Universidad de Navarra. Serie Botánica*, 17: 3–188.
- Mapa de Forestal de España (MFE200). 1997. Ministerio de Medio Ambiente. Gobierno de España.; www.magrama.gob.es/es/biodiversidad/servicios/banco-datos-naturaleza/informacion-disponible/mfe200_descargas.aspx
- Márquez, A. L., Real, R., Olivero, J. & Estrada, A. 2011. Combining climate with other influential factors for modelling the impact of climate change on species distribution. *Climatic Change*, 108: 135–157.
- Martí, J. 2009. Lagartija serrana – *Iberolacerta monticola*. En: *Enciclopedia virtual de los vertebrados españoles*. Salvador, A., Marco, A. (eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales. Madrid. <http://www.vertebradosibericos.org/>
- Martí, M. & del Moral, J. C. 2003. *Atlas de las aves reproductoras de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza-Sociedad Española de Ornitología, Madrid, Spain.
- Mitchell, T. D., Jones, P. D. 2005. An improved method of constructing a database of monthly climate observations and associated high-resolution grids. *International Journal of Climatology*, 25: 693–712.

- Montori, A. & Llorente, G. A. 2008. Enciclopedia virtual de los vertebrados Españoles. Tritón pirenaico - *Calotriton asper* (Dugès, 1852). <http://www.vertebradosibericos.org/>
- Moreno-Rueda, G., Pleguezuelos, J. M., Pizarro, M. & Montori, A. 2011. Northward shifts of the distributions of Spanish reptiles in association with climate change. *Conservation biology*, 26: 278–283.
- Murphy, J. M., Sexton, D. M., Barnett, D. N., Jones, G. S., Webb, M. J., Collins, M. & Stainforth, D. A. 2004. Quantification of modelling uncertainties in a large ensemble of climate change simulations. *Nature*, 430: 768–772.
- Muñoz, A. R., Real, R., Barbosa, A. M. & Vargas, J. M. 2005. Modelling the distribution of Bonelli's eagle in Spain: implications for conservation planning. *Diversity and Distribution*, 11: 477–486.
- Nakićenović, N., Alcamo, G., Davis, B. et al. 2000. Emissions scenarios. A special report of Working Group III of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge.
- Oreskes, N., Shrader-Frechette, K. & Belitz, K. 1994. Verification, validation, and confirmation of numerical models in the earth sciences. *Science*, 263: 641–646.
- ORNL. 2001. LandScan 2000 Global Population Database. Oak Ridge National Laboratory. Oak Ridge. Tennessee.
- Parmesan, C. 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Ecology and Evolution*, 37: 637–669.
- Palomo, L. J., Gisbert, J. & Blanco, J. C. 2007. Atlas y libro rojo de los mamíferos terrestres de España. Dirección General para la Biodiversidad-SECEM-SECEMU, Madrid.
- Pearson, R. G., Dawson, T. P., Berry, P. M. & Harrison, P. A. 2002. SPECIES: A Spatial Evaluation of Climate Impact on the Envelope of Species. *Ecological Modelling*, 154: 289–300.
- Pleguezuelos, J. M., Márquez, R. & Lizana, M. 2004. Atlas y libro rojo de los anfibios y reptiles de España. Dirección General de Conservación de la Naturaleza-Asociación Herpetológica Española, Madrid, Spain.
- Prentice, I. C., Bartlein, P. J. & Webb, T. III, 1991. Vegetation and climate changes in eastern North America since the last glacial maximum. *Ecology*, 72: 2038–2056.

- Real, R., Márquez, A. L., Estrada, A., Muñoz, A.R., Vargas, J. M. 2008. Modelling chorotypes of invasive vertebrates in Maitland Spain. *Diversity and Distribution*, 14: 364-373.
- Real, R., Márquez, A. L., Olivero, J. & Estrada, A. 2010. Species distribution models in climate change scenarios are still not useful for informing policy planning: an uncertainty assessment using fuzzy logic. *Ecography*, 33: 304–314.
- Real, R. Romero, D., Olivero, J., Estrada, A. & Márquez A. L. 2013. Estimating how inflated or obscured effects of climate affect forecasted species distribution. *PLoS One*. Doi:10.1371
- Rey Benayas, J. M., De la Montaña, E., Belliure, J. & Eekhout, X. R. 2006. Identifying areas of high herpetofauna diversity that are threatened by planned infrastructure projects in Spain. *Journal of Environmental Management*, 79: 279–289.
- Romero, D., Olivero, J., Márquez, A.L., Báez, J. C. and Real, R. 2013. Uncertainty in distribution forecasts caused by taxonomic ambiguity under climate change scenarios: a case study with two newt species in mainland Spain. *Journal of Biogeography*.
- Romero, D., Olivero, J., Brito, J. C. and Real, R. Enviado. Comparison of methods to combine complementary species distribution models.
- Sala, O. E., *et al.* 2000. Biodiversity – global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 287: 1770-1222.
- Salvador, A. (Coordinador) 1998. Reptiles. En: *Fauna Ibérica*, vol. 10. Ramos, M. A. *et al.* (eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales. Madrid, 712 pp.
- Scafetta, N. 2012. Testing an astronomically based decadal-scale empirical harmonic climate model versus the IPCC (2007) general circulation climate models. *Journal of Atmospheric and Solar-terrestrial Physics*, 80: 124–137.
- Shepard, D. B., M. J. Dreslik, B. C. Jellen & Phillips. C. A. 2008. Reptile road mortality around an Oasis in the Illinois Corn Desert with emphasis on the endangered Eastern Massasauga. *Copeia*, 2: 350-359.
- Stuart, S. N., Chanson, J. S., Cox, N. A., Young, B. E., Rodrigues, A. S. L., Fischman, D. L. & Waller, R. W. 2004. Status and trends of amphibian declines and extinctions world-wide. *Science*, 306: 1783–1786.
- SIA. 2007. Sistema Integrado de Información del Agua para España. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente. Gobierno de España.

<http://www.magrama.gob.es/es/agua/temas/planificacion-hidrologica/sia-/Descripcion.aspx>,
(accessed September 2007).

- Supan. 1884. Mapa de oceanidad de la tierra. Índice simple de continentalidad.
- Szmidt, E., Kacprzyk, J. 2000. Distances between intuitionistic fuzzy sets. *Fuzzy Sets and Systems*, 114: 505–518.
- Thuiller, W., Lafourcade, B., Engler, R., & Araújo, M. B. 2009. BIOMOD – a platform for ensemble forecasting of species distributions. *Ecography*, 32: 369–373.
- Wald, A. 1943. Tests of statistical hypotheses concerning several parameters with applications to problems of estimation. *Transactions of the American Mathematical Society*, 54: 426–482.

Capítulo 9

Discusión General

“El cambio que está teniendo lugar en el presente, alterará el curso de la biodiversidad y su conservación en el futuro” inspirado en el trabajo de Lesley Hughes 2000. Biological consequences of global warming: is the signal already. TREE vol. 15.



9.1 Discusión general

El cambio reciente en las condiciones climáticas responde, en parte, a un fenómeno natural (Petit *et al.*, 1999), y en parte a la actividad del hombre (IPCC, 2007). La influencia del hombre, sobre todo tras la revolución industrial del siglo XVII, ha generado cambios en el medio que han alterado la naturaleza y las especies que ésta contiene. Este cambio en el clima indudablemente afectará al conjunto de la biodiversidad del planeta alterando, entre otras cosas, la distribución de las especies. La Biogeografía proporciona aproximaciones metodológicas, como la modelación de distribuciones, a través de las cuales puede estudiarse y entenderse la dinámica espacial de las especies, contribuyendo así a la conservación de la biodiversidad. La modelación de distribuciones aporta información esencial que debería ser tomada en cuenta por las administraciones competentes y los gestores del medio ambiente, ya que permite elaborar hipótesis muy detalladas sobre cómo los cambios previstos en el clima pueden transformar la distribución espacial de la biodiversidad.

Con la presente tesis doctoral se ha pretendido aportar información que ayude a predecir mejor el efecto que un cambio climático tendrá sobre la distribución especies, a través del análisis de distintas cuestiones metodológicas sobre la modelación. El objetivo principal, más que conocer qué les sucederá con exactitud a las especies ante el cambio en las condiciones climáticas, ha consistido en el desarrollo de una metodología útil para cuantificar y localizar geográficamente la incertidumbre asociada a los pronósticos frente a escenarios futuros de cambio climático, en función de distintas fuentes de ambigüedad. De esta manera, al reconocer, localizar y cuantificar el grado de imprecisión de los modelos, somos capaces de generar predicciones más exactas sobre la, a veces, inescrutable realidad.

Además del efecto del clima, las especies se encuentran sometidas a otros factores que influyen sobre sus distribuciones. No considerarlos en los modelos puede resultar en una incorrecta estimación de la importancia del clima. Entre los factores no climáticos normalmente incluidos, como variables independientes o predictoras, en los modelos de distribución de las especies, se encuentra el uso y cobertura del suelo (capítulo 3; Romero *et al.*, 2012; Plangoen *et al.*, 2013; capítulo 5; Romero *et al.*,

enviado). La mayoría de los autores frecuentemente han cuantificado la importancia de un tipo de cobertura de suelo a través de la proporción que ocupa en cada unidad territorial en la que se subdivide el área de estudio (Acevedo *et al.*, 2007; Greenwald *et al.*, 2009; Delibes-Mateos *et al.*, 2010). En el capítulo 3 de la presente tesis (ver también Romero *et al.*, 2012) se ha comprobado el efecto que tiene, sobre los modelos de distribución, utilizar distintas formas de medir la relación entre la cobertura o uso del suelo y la presencia de las especies: la presencia/ausencia de cada tipo de uso, su superficie, y la distancia al tipo de uso. Se ha llegado a la conclusión de que los mejores modelos predictivos pueden obtenerse al combinar distintas formas en el mismo modelo, permitiendo que el procedimiento de modelación seleccione el conjunto de variables en cada caso.

El aumento de las especies foráneas se considera, junto con el cambio climático, una de las dos principales amenazas para la biodiversidad en el futuro (Gallardo *et al.*, 2013). Algunos autores discuten además que el aumento de especies exóticas en un territorio podría ser favorecido por el cambio climático (Hellmann *et al.*, 2008). La invasión de la distribución de una especie alóctona sobre una especie autóctona se ha analizado como otro de los factores no climáticos que podría afectar a la distribución de las especies amenazadas (capítulo 4; Romero *et al.*, 2013). En el capítulo 4 se ha investigado el efecto que *Trachemys scripta*, la tortuga de Florida, especie invasora en Europa, podría estar ocasionando sobre, *Mauremys leprosa*, el galápago leproso, en la provincia de Málaga (Romero *et al.*, 2013). Se ha detectado que, para ambas especies, aproximadamente el 38% de la provincia posee zonas de favorabilidad intermedia. Es en estas áreas donde *T. scripta* podría competir y desplazar a *M. leprosa*, ya que cuando las condiciones ambientales no son las óptimas para las especies, los organismos gastan recursos para hacer frente a las condiciones ambientales, en detrimento de la coadaptación a otras especies (Richerson & Lum, 1980).

Al prestar atención al efecto del cambio climático sobre *M. leprosa* (capítulo 8 y Apéndice 3.13), y a la distribución de la favorabilidad para la especie invasora *T. scripta* (capítulo 4, Figuras 4.2 y 4.5), se pronostica una disminución general del valor de favorabilidad para *M. leprosa*. Esta situación aumentaría considerablemente las posibilidades de desplazamiento por parte de *T. scripta*. Esta especie, además, podría ser favorecida por la disminución futura en las precipitaciones (Romero *et al.*, 2014).

Distintos autores han comprobado que la calidad de las predicciones mejora al incluir en los modelos todos los factores posibles (Márquez *et al.*, 2011; Beans *et al.*, 2012; capítulo 5; Romero *et al.*, enviado). La disponibilidad de un número cada vez mayor de variables ambientales, así como la existencia de diversas formas de integrar factores diferentes en los modelos de distribución de las especies, conduce a plantearse de qué forma estos factores deben ser combinados para obtener mejores predicciones (Márquez *et al.*, 2011; capítulo 5; Romero *et al.*, enviado). En la presente tesis se han analizado varias aproximaciones metodológicas para la integración de modelos realizados, para una misma especie, en función de diferentes factores explicativos. El peso de Akaike ha generado modelos combinados basados de una forma desproporcionada en un único factor, y la aproximación Bayesiana mediante la ecuación integrada Bayesiana ha generado modelos erróneos. Se sugiere que es preciso hacer una revisión matemática de la aproximación según el peso relativo de Akaike. En esta misma tesis se ha hecho la revisión matemática de la ecuación integrada Bayesiana, y se ha demostrado que tiene errores matemáticos. De entre las técnicas analizadas, el método por pasos —"stepwise"—, el método de reducción o actualización —"updating"—, muy similares entre sí, y la intersección según la lógica difusa han generado modelos combinados parsimoniosos que poseen tanto una buena capacidad de discriminación como una correcta tasa de clasificación (capítulo 5; Romero *et al.*, enviado). Entre éstos han resultado mejores métodos la combinación por pasos y la actualización cuando puede darse compensación entre factores, y la lógica difusa cuando la compensación entre factores no está justificada, al tener todos los factores carácter limitante para la especie.

En un ecosistema natural, todos los factores ambientales se encuentran conformando un entramado amplio de posibles relaciones. Pretender analizar la distribución de las especies eliminando la correlación entre los factores constituye una tarea complicada y sin sentido biológico. Es importante incluir en los modelos de distribución el mayor número de factores disponibles, y analizar por separado el poder explicativo de cada uno de ellos (capítulo 6; Real *et al.*, 2013). Por otro lado, cuando se investiga el efecto del cambio climático sobre las distribuciones, es relevante determinar además el peso relativo del clima, frente al resto de factores ambientales, a la hora de explicar la distribución de una especie. En el capítulo 6 se ha concluido que el clima ejerce grados de influencia diferentes según la especie analizada, y que es necesario

diferenciar entre la explicación exclusivamente atribuible al clima, y la que podría ser atribuida indistinguiblemente al clima y a otros factores. Se puede obtener, así, para cada especie, pronósticos de cambios futuros en su distribución, basados en el efecto puro del clima, y alternativamente pronósticos basados en su efecto aparente. Ambos constituyen los dos extremos de un rango de variación espacial (y causal) posible. En el capítulo 6 de la presente tesis doctoral se evidencia que el efecto del clima sólo puede ser determinado en el contexto de la influencia del resto de factores (Real *et al.*, 2013). El efecto puro del clima —indiscutiblemente climático— sobre la distribución de las especies podría ser oscurecido o sobrevalorado por el efecto de otras variables correlacionadas con éste. Esta posibilidad sólo se hace evidente cuando todos los factores relevantes son considerados de forma conjunta (Aragón *et al.*, 2010; Márquez *et al.*, 2011; Dubey & Shine, 2011; Real *et al.*, 2013).

Para analizar la biodiversidad, también en los modelados de distribución, es necesario definir la unidad taxonómica de estudio, siendo la especie una de las más frecuentes en el ámbito de la conservación. Siempre habrá poblaciones, incluso entre los vertebrados, en las que la taxonomía sea ambigua o se encuentre en revisión (Escoriza *et al.*, 2006; Carranza & Amat, 2005; Acevedo & Real, 2011; Martin & Omland, 2011). En los análisis de la presente tesis se ha detectado que la ambigüedad taxonómica puede producir incertidumbre en los resultados de los modelos, además de influir sobre otras fuentes de incertidumbre (capítulo 7; Romero *et al.*, 2013). Por ello, desde la presente tesis se propone analizar todas las opciones taxonómicas posibles en aquellos casos en que las especies estén sujetas a ambigüedad en la taxonomía.

La Tierra ha experimentado, a lo largo de su historia, constantes cambios en las condiciones climáticas (Webb, 1992). El cambio climático es un fenómeno natural (Petit *et al.*, 1999) que, desde la era industrial, ha sido alterado por la actividad del ser humano (IPCC, 2007). Cada vez más autores tratan de predecir los efectos del cambio climático sobre las especies (Márquez *et al.*, 2011; Kujala *et al.*, 2013; Gallardo & Aldridge, 2013). Sin embargo, la predicción del comportamiento del clima en el futuro es una labor altamente impredecible. Durante la presente tesis doctoral se han detectado y analizado distintas fuentes de ambigüedad que generan incertidumbre en las predicciones sobre la distribución de las especies, y afectan al resultado de los pronósticos en el futuro. En el capítulo 8, para la elaboración de los modelos de distribución de los vertebrados amenazados de España peninsular frente a escenarios de

cambio climático, se han tenido en cuenta las distintas fuentes de ambigüedad detectadas. De esta manera, se han obtenido predicciones a partir del efecto puro del clima, así como a partir del efecto del clima indistinguible del de otros factores, usando distintos modelos de circulación atmosférica y escenarios de emisiones y distintas opciones taxonómicas, en aquellas especies sometidas a ambigüedad en su taxonomía (ver capítulo 7 y 8; Romero *et al.*, 2013). Los resultados apuntan a que el cambio climático afectará a la distribución de las especies de vertebrados amenazados, pudiendo provocar pérdidas y también ganancias con respecto a las áreas ambientalmente favorables en la actualidad. Que el efecto sea positivo o negativo podría depender de la especie y del escenario de emisiones de CO₂ considerado. Al analizar en conjunto las distintas opciones para cada fuente de variación, y a pesar de aumentar con ello la complejidad en la elaboración de los modelos, se genera un rango de variación —favorabilidad mínima y favorabilidad máxima— que podría contener los valores de favorabilidad reales del futuro. Esto constituye una aproximación más adecuada que la presentación de una sola predicción, resultante de la decantación previa por una opción entre muchas posibles para un conjunto de fuentes de ambigüedad (ver capítulo 8).

La representación de las zonas geográficas en las que se concentra la incertidumbre en las predicciones es, también, útil a la hora de aplicar los modelos a la gestión. Concretamente, informa sobre en qué áreas los pronósticos son más fiables, al tiempo que permiten analizar el impacto de la incertidumbre sobre la potencialidad de los pronósticos como herramienta de gestión. En los resultados de la presente tesis se ha comprobado que la incertidumbre, en los modelos de la mayoría de las especies, se ha concentrado en zonas actualmente fuera de las áreas de distribución. Ello sugiere una cierta consistencia entre los modelos dentro de las zonas más importantes para las especies, a pesar de las fuentes de ambigüedad.

Además de las fuentes de incertidumbre consideradas en el presente trabajo, existen otras que podrían haberse incluido en los análisis. Una de ellas es la existencia de distintos algoritmos matemáticos para la obtención de modelos de distribución. Algunos autores han propuesto integrar en un mismo modelo distintos algoritmos (Stockwell & Peters, 1999; Araújo *et al.*, 2006). En la presente tesis, sin embargo, se ha considerado un algoritmo único por las ventajas y propiedades que presenta, esenciales para el desarrollo de la metodología que ha sido aplicada. Dicho algoritmo es la función de favorabilidad (Real *et al.*, 2006; Acevedo *et al.*, 2012) que, entre sus propiedades,

presenta las ventajas de corregir el sesgo causado por la desproporción entre presencias y ausencias. Sus resultados son así independientes de la prevalencia, lo que les otorga un alto potencial comparativo a la hora de combinar y comparar modelos realizados con múltiples especies. Ello ha sido esencial, por ejemplo, en el capítulo 4, donde se han analizado conjuntamente los modelos de dos especies competidoras, y en el capítulo 8, donde los modelos de 36 especies se han integrado para configurar un índice de diversidad. El entenderse el valor de la favorabilidad como el grado de pertenencia de cada localidad al conjunto difuso de localidades favorables para la especie (Barbosa, 2006), se han podido también aplicar operaciones derivadas de la lógica difusa (Yager & Zadeh, 1992), como la intersección y la unión difusas, que han sido empleadas en los capítulos 4, 5 y 8.

Una de las propuestas más relevantes de la presente tesis doctoral es que, en los pronósticos derivados de modelos de distribución de las especies, la mejor solución para asumir el efecto de la incertidumbre es tenerla en cuenta, y generar predicciones que consideren todo el rango de variación posible según las fuentes de ambigüedad consideradas. La información proporcionada en la presente tesis doctoral, en referencia a los métodos en modelación y al análisis de la incertidumbre, podría ayudar a investigadores y gestores en la obtención de resultados que reflejen mejor la complejidad de la naturaleza, al tiempo que faciliten la toma de decisiones en la gestión destinada a su conservación.

9.2 Referencias

- Acevedo, P., Cassinello, J. & Gortázar, C. 2007. The *Iberian ibex* is under an expansion trend but displaced to suboptimal habitats by the presence of extensive goat livestock in central Spain. *Biodiversity and conservation*, 16: 3361–3376.
- Acevedo, P., Jiménez-Valverde, A., Melo-Ferrera, J., Real, R. & Alves, P. C. 2012. Parapatric species and the implications for climate change studies: a case study on hares in Europe. *Global Change Biology*, 18: 1509–1519.
- Acevedo, P. & Real, R. 2011. Biogeographical differences between the two *Capra pyrenaica* subspecies, *C. p. victoriae* and *C. p. hispanica*, inhabiting the Iberian Peninsula: Implications for conservation. *Ecological modelling*, 222: 814–823.
- Aragón, P., Lobo, J. M., Olalla-Tárraga, M. A. & Rodríguez, M. A. 2010. The contribution of contemporary climate to ectothermic and endothermic vertebrate distributions in a glacial refuge. *Global Ecology and Biogeography*, 19: 40–49.
- Araújo, M.B., Thuiller, W. & Pearson, R.G. 2006. Climate warming and the decline of amphibians and reptiles in Europe. *Journal of Biogeography*, 33: 1712–1728.
- Barbosa, A. M. 2006. Modelación de relaciones biogeográficas entre predadores, presas y parásitos: implicaciones para la conservación de mamíferos en la Península Ibérica. Memoria de Tesis Doctoral, 251 pp.
- Beans, C. M., Kilkenny, F. F. & Galloway, L. F. 2012. Climate suitability and human influences combined explain the range expansion of an invasive horticultural plant. *Biological Invasion*, 14: 2067–2078.
- Carranza, S. & Amat, F. 2005. Taxonomy, biogeography and evolution of *Euproctus* (Amphibian: Salamandridae), with the resurrection of the genus *Calotriton* and the description of a new endemic species from the Iberian Peninsula. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 145: 555–582.
- Delibes-Mateos, M., Farfán, M. A., Olivero, J., Vargas, J. M. 2010. Land-use changes as critical factor for long-term wild Rabbit conservation in the Iberian Peninsula. *Environmental Conservation*, 37: 1–8.
- Dubey, S. & Shine, R. 2011. Predicting the effects of climate change on reproductive fitness of an endangered montane lizard, *Eulamprus leuraensis* (Scincidae). *Climatic Change*, 107: 531–547.

- Escoriza, D., Comas, M. M., Donaire, D. & Carranza, S. 2006. Rediscovery of *Salamandra algira* Bedriaga, 1833 from the Beni Snassen massif (Morocco) and phylogenetic relationships of North African *Salamandra*. *Amphibian-Reptilia*, 27: 448–455.
- Gallardo, B. & Aldridge, D. C. 2013. Evaluating the combined threat of climate change and biological invasions on endangered species. *Biological Conservation*, 160: 225–233.
- Greenwald, K. R., Gibbs, H. L., Waite, T. A. 2009. Efficacy of land-cover models in predicting isolation of marbled salamander populations in a fragmented landscape. *Conservation Biology*, 25: 1232–1241.
- Hellmann, J. J., Byers, J. E., Bierwagen, B. G., Dukes, J. S. 2008. Five potential consequences of climate change for invasive species. *Conservation Biology*, 3: 534–543.
- IPCC, 2007. Summary for policymakers climate change 2007: the physical science basis. In: Solomon S, Qin D, Manning M, Chen Z, Marquis M, Averyt KB, Tignor M, Miller HL (eds.) Contribution of working group I to the fourth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. Cambridge University Press, Cambridge.
- Kujala, H., Moilanen, A., Araújo, M. B. & Cabeza, M. 2013. Conservation planning with uncertain climate change projections. *PLoS One*, 8. Doi: 10.1371/journal.pone.0053315.
- Márquez, A. L., Real, R., Olivero, J. & Estrada, A. 2011. Combining climate with other influential factors for modelling the impact of climate change on species distribution. *Climatic Change*, 108: 135–157.
- Martin, M. D. & Omland, K. E. 2011. Environmental niche modeling reveals climatic differences among breeding ranges of *Orchard oriole subspecies*. *American midland Naturalist*, 166: 404–414.
- Petit, J. R., *et al.* 1999. Climate and atmospheric history of the past 420.000 years from the Vostok ice core, Antarctica. *Nature*, 399: 429–436.
- Plangoen, P., Babel, M. S., Clemente, R. S., Shrestha, S. & Tripathi, N. K. 2013. Simulating the impact of future land use and climate change on soil erosion and deposition in the Mae Nam Nan Sub-Catchment, Thailand. *Sustainability*, 5: 3244–3274.

- Real, R., Barbosa, A. M. & Vargas, J. M. 2006. Obtaining environmental favourability functions from logistic regression. *Environmental and Ecological Statistics*, 13: 237–245.
- Real, R., Romero, D., Olivero, J., Estrada, A. & Márquez, A. L. 2013. Estimating how inflated or obscured effects of climate affect forecasted species distribution. *PLoS One* 8: doi:10.1371.
- Richerson, P. J. & Lum, K. 1980. Patterns of plant species diversity in California: relation to weather and topography. *The American Naturalist*, 116: 504–536.
- Romero, D., Olivero, J. & Real, R. 2012. Comparative assessment of different methods for using land-cover variables for distribution modelling of *Salamandra salamandra longirostris*. *Environmental Conservation*, 40: 48–59.
- Romero, D., Olivero, J., Márquez, A. L., Báez, J. C. & Real, R. 2013. Uncertainty in distribution forecasts caused by taxonomic ambiguity under climate change scenarios: a case study with two newt species in mainland Spain. *Journal of Biogeography*, 41: 111–121.
- Romero, D., Báez, J. C., Ferri-Yáñez, F., Bellido, J. J. & Real, R. 2014. Modelling favourability for invasive species encroachment to identify areas of native species vulnerability. *The scientific world journal*, <http://dx.doi.org/10.1155/2014/519710>.
- Romero, D., Olivero, J., Brito, J. C. & Real, R. Enviado. Comparison of approaches to combine species distribution models.
- Scafetta, N. 2012. Testing an astronomically based decadal-scale empirical harmonic climate model versus the IPCC (2007) general circulation climate models. *Journal of Atmospheric and Solar-terrestrial Physics*, 80: 124–137.
- Stockwell, D. R. B. & Peters, D. P. 1999. The GARP modelling system: Problems and solutions to automated spatial prediction. *International Journal of Geographic Information Systems*, 13: 143–158.
- Webb, T. III, 1999. Past changes in vegetation and climate: Lessons for the future. Pages 59-75 in Peters, R. L., Lovejoy, T. E. eds. *Global warming and biological diversity*. New Haven (C. T.). Yale University Press.
- Yager, R. R. & Zadeh, L. (eds.) 1992. An introduction to fuzzy logic applications in intelligent systems. Serie, the international series in engineering and computer science, vol. 165. Kluwer academic publishing. Boston.

Capítulo 10

Conclusiones

“En tanto los modelos matemáticos están relacionados con la realidad, no son seguros; en cuanto son seguros, no están relacionados con la realidad” observaciones de Einstein.
Las leyes de Murphy.



10.1 Conclusiones

En la presente tesis doctoral se ha analizado la complejidad inherente a los modelos de distribución de las especies, en especial en modelos orientados a pronosticar el efecto del cambio climático sobre la distribución de las especies. Utilizando el ejemplo de los vertebrados amenazados de España, se han establecido criterios para elegir entre diferentes opciones metodológicas, y se ha analizado el grado en que la complejidad de la naturaleza, y nuestro limitado conocimiento sobre ella, se traducen en incertidumbre en los resultados de los modelos. Las principales conclusiones obtenidas son:

1. Se han evaluado distintas aproximaciones metodológicas para incorporar información sobre el uso y la cobertura del suelo en los modelos de distribución de las especies. El modelo que ha obtenido los mejores valores, según los diversos criterios de evaluación utilizados, es aquel que combina diferentes tipos de variables descriptoras del uso y cobertura de suelo. En caso de incluir un sólo tipo, considerar la superficie ocupada por el uso en cada unidad geográfica ha proporcionado mejores resultados que utilizar la presencia/ausencia del uso o la distancia mínima a éste.
2. Mediante modelos de distribución, se ha analizado el proceso de invasión por *Trachemys scripta*, especie alóctona procedente de Norte-América, del área de distribución de *Mauremys leprosa*, especie amenazada en la Península Ibérica. Se han identificado los territorios de Málaga dónde la invasión de *T. scripta* podría ocasionar problemas de conservación para *M. leprosa* en el presente, y en un futuro reciente. Estas áreas son, principalmente, el centro y el sur de la provincia.
3. La proyección de los modelos de distribución de *M. leprosa* al futuro, considerando escenarios de cambio climático, ha puesto de manifiesto que su favorabilidad ambiental en la provincia de Málaga podría disminuir a lo largo del siglo XXI, lo cual aumentaría los riesgos para su conservación frente a la invasión de *T. scripta*.

4. Se han evaluado cinco aproximaciones metodológicas para combinar modelos de distribución de las especies basados en diferentes factores explicativos: la ecuación integrada Bayesiana, el peso de Akaike, la integración por pasos, la integración por actualización o "updating", y la intersección por lógica difusa. Sólo los tres últimos se han revelado como adecuados para la combinación de modelos. La integración por pasos y la integración por reducción han proporcionado resultados prácticamente indistinguibles, válidos cuando los factores implicados no son limitantes. En cambio, la intersección por lógica difusa se ha mostrado válida siempre y cuando todos los factores explicativos implicados tengan carácter limitante para la especie.
5. Se ha analizado el peso relativo del clima, frente a otros factores ambientales, en modelos de distribución de las especies. Se concluye que el clima puede ejercer grados de influencia diferentes dependiendo de la especie analizada. Para una especie, pueden conocerse los grados máximo y mínimo de participación del clima en el modelo, pero no así la proporción exacta de su influencia, debido a la existencia de solapamiento entre factores ambientales. La presente tesis incluye una propuesta metodológica para modelar la distribución de las especies según el efecto puro y el efecto aparente del clima.
6. La ambigüedad existente en la taxonomía de algunos grupos de vertebrados puede proporcionar modelos de distribución cualitativa y cuantitativamente diferentes para una misma especie. La opción taxonómica elegida para el análisis afecta también a los pronósticos efectuados frente a escenarios futuros de cambio climático. La ambigüedad taxonómica influye, además, sobre el grado de incertidumbre originado por otras fuentes de ambigüedad en la base de los modelos. Se propone, por ello, integrar el análisis de la incertidumbre taxonómica en la modelación de la distribución de especies cuya taxonomía esté en revisión.
7. Se ha analizado el posible efecto del cambio climático sobre la distribución de treinta y dos taxones de vertebrados amenazados de España peninsular, a lo largo del siglo XXI, de acuerdo con dos modelos de circulación atmosférica y dos escenarios de emisiones de CO₂. Se concluye que un cambio climático conllevará cambios sobre la distribución de los vertebrados, con repercusiones

tanto positivas como negativas sobre las especies. Según los modelos obtenidos las áreas favorables aumentarían su superficie para cinco de las especies analizadas, mientras disminuirían para nueve y permanecerían como en el presente para dieciocho.

8. Al proyectar al futuro los modelos de distribución, el grado de incertidumbre asociado a las predicciones ha sido mayor, generalmente, en los periodos temporales más alejados del presente. En la mayoría de los modelos, la incertidumbre se ha localizado en zonas actualmente no ocupadas por las especies. La principal excepción a esta tendencia se ha observado en algunos modelos de anfibios y reptiles.
9. Las zonas con condiciones ambientales más favorables para un mayor número de especies se han localizado en la mitad suroccidental de España peninsular, tanto en el presente como en los pronósticos para el futuro. La incertidumbre acumulada en dicha zona es menor que en resto del área de estudio. Ello demuestra que, a pesar de las numerosas fuentes de ambigüedad analizadas, la mayoría de modelos alternativos para una misma especie son altamente consistentes. Por el contrario, las áreas que se han mostrado menos favorables para las especies estudiadas se distribuyen al noreste de la península. Éstas son, al mismo tiempo, las zonas con pronósticos más divergentes para una misma especie.
10. En la presente tesis se ha puesto de manifiesto que es posible tener en cuenta el grado en que la fiabilidad de los modelos de distribución se ve afectado por la complejidad de la naturaleza, así como por nuestro incompleto conocimiento sobre su funcionamiento. Al identificar las zonas en las que la incertidumbre es mayor, se han podido localizar geográficamente las predicciones más robustas, así como las limitaciones de los modelos a la hora de predecir efectos del cambio climático sobre la distribución de las especies.

10.2 Conclusions

In this doctoral thesis we studied the inherent complexity in distribution models, especially when the models are used to forecast the effect of climate change on species distributions. We established criteria for choosing between different methodological options, using threatened vertebrates in Spain as a case study. We analyzed the extent to which nature complexity, as well as our limited knowledge about it, produce uncertainty in model results. Following are the main conclusions obtained:

1. We evaluated different approaches for including land-cover/land-use information in species distribution models. The model that combined different types of land-cover variables showed the best values according to several evaluation criteria. When only one variable type was used, the surface area covered by land-cover classes obtained better results than the presence/absence and the minimum Euclidean distance to every class.
2. We analyzed, using distribution modelling, the invasion by *Trachemys scripta*—an exotic species from North America—, of the distribution area of *Mauremys leprosa*—a threatened species in Spain. We identified where in Malaga *T. scripta* may cause conservation problems on *M. leprosa*, both at present and in the near future. These areas are principally located in the centre and the south of the province.
3. *M. leprosa*'s favourability could decrease in Malaga province along the 21st century, according to model projections following climate-change scenarios. Climate change could increase conservation risks for *M. leprosa* in the face of the invasion by *T. scripta*.
4. We assessed five methodological approaches to combine species distribution models according to different explanatory factors: Bayesian integration equation, Akaike weight, stepwise, updating, and fuzzy intersection. Only the last three methods were found suitable for combining models. Stepwise and updating produced almost identical results, and both were suitable when the factors involved are not limiting for the species distribution studied. Instead, the fuzzy intersection showed suitable results on condition that all the explanatory factors are limiting for the species.

5. We analyzed the relative importance of climate in species distribution models considering other environmental factors as well. We concluded that climate may exert different degrees of influence depending on the species studied. For a certain species, we can define maximum and minimum grades of explanatory power attributable to climate in the model, but we cannot identify the exact proportion of its influence. This is due to the overlap between environmental factors. This doctoral thesis includes methodological proposals to modelling according to the pure and the apparent effects of climate on species distributions.
6. Ambiguity in the taxonomy of some vertebrate species can provide quantitative and qualitative different distribution models for a same species. The taxonomical option chosen for the analysis can also produce different forecasts regarding future distribution trends under climate-change scenarios. Furthermore, taxonomic ambiguity affects the degree of uncertainty caused by other ambiguity sources considered along the modelling process. In species whose taxonomy is under review, we propose considering taxonomic uncertainty analysis in distribution modelling.
7. We analyzed the potential effect of climate change on thirty-two threatened vertebrate taxa in mainland Spain along the 21st century. Two atmosphere-ocean circulation models and two CO₂-emission scenarios were considered. We concluded that climate change could cause changes on vertebrate distributions involving both positive and negative impacts. Thus, the size of favourable areas for five species could increase, whereas for nine species could decrease and for eighteen could remain as at present.
8. The degree of uncertainty in our forecasts was generally higher in time periods regarding the far future. In most cases, uncertainty was located in areas currently not occupied by the species. Main exceptions to this trend were observed in the models of some amphibians and reptiles.
9. For most of the species analyzed, the most favourable environmental conditions were located in the south-western half of mainland Spain, both at present and in the future. There, the accumulated uncertainty was lower than in the rest of the study area. Thus, in spite of the numerous sources of ambiguity considered, the alternative models produced for a same species resulted to be consistent in most cases. In contrast, the least favourable areas were located in the north-east of

mainland Spain. These areas also showed the highest divergences in forecasts produced for a same species.

10. In this thesis, we showed to what extent reliability of distribution models is affected by the complexity of nature and by our limited understanding of how it works. We were able to detect the areas where uncertainty was highest. As a result of this, it was possible to locate geographically the most robust predictions, and to understand the model limitations for predicting the effects of climate change on species distributions.

Apéndices

“La ignorancia afirma o niega rotundamente; la ciencia duda” Voltaire (1694-1778). Filósofo y escritor francés.



Chioglossa lusitanica. Galicia (2011).
Fotografía: David Romero

Apéndice 1. Valor y signo del coeficiente β de las variables que han entrado en los modelos. Abreviaturas de las variables en la tabla 8.1 y de las especies en la tabla 2.1.

1a. CGCM2-A2

1b. CGCM2-B2

1c. ECHAM4-A2/B2

Apéndice 1a. Valor y signo del coeficiente β de las variables que han entrado en los modelos. Abreviaturas de las variables en la tabla 8.1, y de las especies en la tabla 2.1. Con la terminación “-0” se indica la especie tal como era considerada antes de la subdivisión en varias especies.

Anfibios1-CGCM2-A2					
	<i>Alydic</i>	<i>Chiolus</i>	<i>Calasp-0</i>	<i>Calasp</i>	<i>Calarn</i>
n1/n0	0.0269	0.0335	0.036	0.036	0.000388
Yesp	0.823		2.503	2.401	0.0286
Alti	0.00191		0.00168	0.00214	
Alti2					
Pend	0.926	0.722	1.195	1.0825	4.742
Pend2	-0.0376	-0.0292	-0.0490	-0.0498	
OrW					
OrS		-0.0272			
TMed					
TEne					
TJul		-0.343			
TPri					
TVer	0.524				
TOto					
TInv					
Prec					
PrePri			0.0915		
PreVer		-0.0506	-0.136	-0.0713	
PreOto					
PreInv					
TMin					
Tp0				0.113	
Tp5					-1.373
Pp0					
Pp5		0.00303			
Icon	-0.438	-0.424			
Gdd0					0.00129
Gdd5					
IO0	1.440		-0.810		
IO5					
Daut		-0.0342			
U100					
U500		0.0108	-0.0408	-0.0458	-0.599
HPd					
cte	-16.829	5.916	6.545	-9.450	-33.770

Apéndice 1a (cont.). Valor y signo del coeficiente β de las variables que han entrado en los modelos. Abreviaturas de las variables en la tabla 8.1 y, de las especies en la tabla 2.1. Con la terminación “-0” se indica la especie tal como era considerada antes de la subdivisión en varias especies.

Anfibios2-CGCM2-A2						
	Ranibe	Ranpyr	Salsal-0	Salsal	Sallong	Tripyg
n1/n0	0.101	0.00477	0.376	0.342	0.0186	0.0994
Yesp	1.0122	0.722	0.921	1.001	1.147	1.241
Alti			0.000853	0.00114	0.00520	
Alti2						
Pend	1.044		0.772	0.797	0.373	0.112
Pend2	-0.0532		-0.0422	-0.0478		
OrW	-0.0219					
OrS		0.1001				0.0222
TMed						
TEne						
TJul						
TPri						
TVer			0.116	0.173	-2.308	
TOto						
TInv						
Prec				0.00145		
PrePri						
PreVer			-0.00474		-2.268	0.0592
PreOto						
PreInv						0.00758
TMin						
Tp0						
Tp5						
Pp0			0.00130			
Pp5						
Icon						
Gdd0						
Gdd5						
IO0		0.706			6.017	
IO5						
Daut			0.00838	0.00728	-0.116	
U100	0.00745				0.0483	
U500	-0.0125		-0.00353	-0.002	-0.0975	
HPd			0.000405	0.00043		
cte	1.260	-18.273	-5.008		55.116	-3.803

Apéndice 1a (cont.). Valor y signo del coeficiente β de las variables que han entrado en los modelos. Abreviaturas de las variables en la tabla 8.1, y de las especies en la tabla 2.1. Con la terminación “-0” se indica la especie tal como era considerada antes de la subdivisión en varias especies.

Reptiles1-CGCM2-A2						
	<i>Algmar</i>	<i>lbemon-0</i>	<i>lbemon</i>	<i>lbecyr</i>	<i>lbegal</i>	<i>lbemar</i>
n1/n₀	0.00585	0.0324	0.0225	0.00756	0.00194	0.000388
Yesp	0.455			0.227	1.026	0.989
Alti	0.00633	0.00326	0.00189	0.00421		
Alti2						
Pend		0.724	0.361	0.755		
Pend2		-0.0198				
OrW						
OrS						
TMed						
TEne						
TJul	1.301		-1.048			
TPri						
TVer						
TOto						
TInv		0.360				
Prec						
PrePri			0.106			
PreVer			-0.0585	-0.414		
PreOto	-0.537	0.0469				
PreInv						
TMin						-0.480
Tp0						
Tp5						
Pp0						
Pp5						
Icon						
Gdd0						
Gdd5						
IO0			-0.631			
IO5						
Daut	0.168					
U100						
U500		-0.0391	0.0221	-0.0366		
HPd						
cte	-29.277	-0.586		1.293	-0.128	-7.693

Apéndice 1a (cont.). Valor y signo del coeficiente β de las variables que han entrado en los modelos. Abreviaturas de las variables en la tabla 8.1, y de las especies en la tabla 2.1.

Reptiles2-CGCM2-A2					
	<i>Ibeara</i>	<i>Ibeaur</i>	<i>Ibebon</i>	<i>Maulep</i>	<i>Tesgra</i>
n1/n0	0.0000582	0.0000971	0.00487	0.383	0.00742
Yesp				0.798	0.854
Alti		0.0612	0.00325	-0.00140	
Alti2					
Pend	13.706	7.639	0.469	0.270	
Pend2	-0.776			-0.0121	
OrW					
OrS					
TMed					
TEne					
TJul					
TPri					
TVer					
TOto					
TInv					1.415
Prec					
PrePri					
PreVer	3.813		0.398		
PreOto					0.054
PreInv					
TMin					
Tp0					
Tp5					
Pp0			0.0282		
Pp5					
Icon				0.0857	1.984
Gdd0					
Gdd5					
IO0	-5.451	-12.935			
IO5					
Daut		0.925	0.340	0.00874	
U100	1.938	1.401	0.0891		
U500				-0.00347	
HPd				0.00072	
cte	-582.625	-344.0786	-110.201	-1.370	-46.176

Apéndice 1a (cont.). Valor y signo del coeficiente β de las variables que han entrado en los modelos. Abreviaturas de las variables en la tabla 8.1, y de las especies en la tabla 2.1.

Aves1-CGCM2-A2						
	<i>Aegmon</i>	<i>Aquada</i>	<i>Apucal</i>	<i>Cergal</i>	<i>Chedup</i>	<i>Embsch</i>
n1/n0	0.0302	0.0326	0.0122	0.0873	0.0473	0.0234
Yesp	0.953	0.953	0.515	0.665	0.350	0.751
Alti				-0.00074		
Alti2						
Pend		1.0142	0.749		-0.282	-0.466
Pend2		-0.0750	-0.0338			
OrW						
OrS						
TMed						
TEne						
TJul						
TPri						
TVer					-0.657	
TOto						
TInv						
Prec						
PrePri		-0.0415				
PreVer	-0.245	0.132			0.0566	0.0264
PreOto						
PreInv	-0.0201		0.0848		-0.0293	
TMin						
Tp0						
Tp5						
Pp0						
Pp5						
Icon	0.408	0.271		0.116		0.0965
Gdd0						
Gdd5				0.00005		
IO0	1.324		-1.831	-0.401		
IO5					-1.76420	
Daut	0.0221	-0.0115			0.0136	
U100	-0.0134				0.0104	
U500					-0.00984	
HPd						
cte	-9.886	-3.238	-5.118	-6.479	17.0881	-0.828

Apéndice 1a (cont.). Valor y signo del coeficiente β de las variables que han entrado en los modelos. Abreviaturas de las variables en la tabla 8.1, y de las especies en la tabla 2.1.

Aves2-CGCM2-A2						
	<i>Fulcri</i>	<i>Oxyleu</i>	<i>Ptealc</i>	<i>Pteori</i>	<i>Tettet</i>	<i>Teturo</i>
n1/n0	0.00507	0.0112	0.102	0.201	0.351	0.0281
Yesp		0.797	0.696	0.231	-0.211	0.400
Alti			-0.00303		0.0009	
Alti2						
Pend	-0.644	-0.584	-1.208	-0.553	-0.832	1.321
Pend2						-0.0388
OrW						
OrS			-0.0300	-0.0126	-0.00893	
TMed						
TEne			-0.869	-0.186		
TJul						
TPri						
TVer			-0.861			
TOto						-2.290
TInv	1.0974					
Prec			0.0258			
PrePri						
PreVer	-0.0392		-0.0692	-0.00953	-0.0213	
PreOto		-0.369		-0.0552		0.188
PreInv						
TMin						
Tp0						
Tp5						
Pp0						
Pp5						
Icon					0.474	
Gdd0						
Gdd5						
IO0		1.681	-5.465			-1.610
IO5						
Daut						
U100	0.0270		0.0127	0.00306	-0.00659	
U500	-0.0182	-0.0165				0.0124
HPd			-0.00344	-0.00145	-0.00075	
cte	-11.673	10.966	34.107	4.177	-6.0218	14.763

Apéndice 1a (cont.). Valor y signo del coeficiente β de las variables que han entrado en los modelos. Abreviaturas de las variables en la tabla 8.1, y de las especies en la tabla 2.1.

Mamíferos-CGCM2-A2						
	<i>Arvsap</i>	<i>Galpyr</i>	<i>Lynpar</i>	<i>Lepcas</i>	<i>Miccab</i>	<i>Rhimeh</i>
n1/n0	0.410	0.0908	0.00526	0.0124	0.0446	0.0331
Yesp	0.981	0.658	1.179	0.966	1.00941	0.723
Alti	0.00051	0.00171	0.00591	0.00687	0.00105	
Alti2						
Pend	0.0510	0.510				
Pend2		-0.0231				
OrW						
OrS						
TMed						
TEne						
TJul						
TPri						
TVer	-0.190					
TOto						
TInv		-0.106				
Prec						
PrePri		-0.00838			0.0228	0.0681
PreVer	-0.0224	0.0313		-0.143		-0.0507
PreOto	0.0420					
PreInv						
TMin						
Tp0						
Tp5						
Pp0						
Pp5						
Icon				-1.662		
Gdd0						
Gdd5			0.00040			
IO0	-0.415					-0.219
IO5						
Daut						0.0152
U100	-0.00697	-0.0145				
U500						-0.00710
HPd	0.00033					
cte	4.221	-0.461	-51.0606	17.0523	-2.429	-2.398

Apéndice 1b. Valor y signo del coeficiente β de las variables que han entrado en los modelos. Abreviaturas de las variables en la tabla 8.1, y de las especies en la tabla 2.1. Con la terminación “-0” se indica la especie tal como era considerada antes de la subdivisión en varias especies.

Anfibios1-CGCM2-B2					
	<i>Alydic</i>	<i>Chiolus</i>	<i>Calasp-0</i>	<i>Calasp</i>	<i>Calarn</i>
n1/n0	0.0269	0.0335	0.036	0.036	0.000388
Yesp	0.823		2.490	2.406	0.0291
Alti	0.00188		0.00169	0.00214	
Alti2					
Pend	0.923	0.719	1.193	1.082	-0.596
Pend2	-0.0375	-0.0291	-0.0490	-0.0498	
OrW					
OrS		-0.0272			
TMed					
TEne		-0.335			
TJul	0.524				
TPri					
TVer					
TOto					
TInv					
Prec					
PrePri			0.092		
PreVer			-0.137	-0.0723	
PreOto		-0.0503			
PreInv					
TMin					
Tp0					
Tp5					-1.350
Pp0				0.113	
Pp5		0.00298			
Icon	-0.495	-0.766			
Gdd0					0.00127
Gdd5					
IO0	1.432		-0.802		
IO5					
Daut		-0.0342			
U100					
U500		0.0108	-0.0403	-0.0458	
HPd					
cte	-16.410	5.898	6.431	-9.403	-34.40

Apéndice 1b (cont.). Valor y signo del coeficiente β de las variables que han entrado en los modelos. Abreviaturas de las variables en la tabla 8.1, y de las especies en la tabla 2.1. Con la terminación “-0” se indica la especie tal como era considerada antes de la subdivisión en varias especies.

Anfibios2-CGCM2-B2						
	<i>Ranibe</i>	<i>Salsal-0</i>	<i>Salsal</i>	<i>Sallong</i>	<i>Ranpyr</i>	<i>Tripyg</i>
n1/n0	0.101	0.376	0.342	0.0186	0.00477	0.0994
Yesp	1.012	0.923	1.004	0.810	0.722	1.283
Alti		0.000852	0.00114	0.00414		
Alti2						
Pend	1.044	0.772	0.797	0.419		0.117
Pend2	-0.0532	-0.0422	-0.0478			
OrW	-0.0219					
OrS					0.100	0.0218
TMed						
TEne						
TJul		0.116	0.173			
TPri						
TVer						
TOto						
TInv						
Prec						
PrePri						
PreVer		-0.00481		-1.417		
PreOto						
PreInv						-0.0377
TMin						
Tp0						
Tp5						
Pp0		0.00130	0.00145			0.00891
Pp5						
Icon						
Gdd0						
Gdd5						
IO0				5.529	0.709	
IO5						
Daut		0.00839	0.00727	-0.0885		
U100	0.00745					
U500	-0.0125	-0.00353	-0.00198	-0.0665		
HPd		0.000405	0.00043			
cte	1.260	-4.994	-6.17	-1.916	-18.27	-3.954

Apéndice 1b (cont.). Valor y signo del coeficiente β de las variables que han entrado en los modelos. Abreviaturas de las variables en la tabla 8.1, y de las especies en la tabla 2.1. Con la terminación “-0” se indica la especie tal como era considerada antes de la subdivisión en varias especies.

Reptiles1-CGCM2-B2						
	<i>Algmar</i>	<i>Ibemon-0</i>	<i>Ibemon</i>	<i>Ibecyr</i>	<i>Ibegal</i>	<i>Ibemar</i>
n1/n0	0.00585	0.0324	0.0225	0.00756	0.00194	0.000388
Yesp	0.947	2.452		0.227	1.026	0.989
Alti		0.00326	0.00174	0.00426		
Alti2						
Pend	0.404	0.724	0.662	0.758		
Pend2		-0.0197	-0.0184			
OrW						
OrS						
TMed						
TEne						
TJul						
TPri						
TVer						
TOto						
TInv		0.360				
Prec						
PrePri						
PreVer			-0.0338	-0.428		
PreOto	-0.899	0.0463	-0.0353			
PreInv						
TMin						-0.479
Tp0						
Tp5						
Pp0						
Pp5						
Icon	2.500		-0.796			
Gdd0						
Gdd5						
IO0			0.560			
IO5						
Daut						
U100	-0.0782					
U500	0.198	-0.0391	0.0207	-0.0372		
HPd						
cte	-53.002	-0.579	-2.412	1.507	-0.128	-7.668

Apéndice 1b (cont.). Valor y signo del coeficiente β de las variables que han entrado en los modelos. Abreviaturas de las variables en la tabla 8.1, y de las especies en la tabla 2.1.

Reptiles2-CGCM2-B2					
	<i>Ibeara</i>	<i>Ibeaur</i>	<i>Ibebon</i>	<i>Tesgra</i>	<i>Maulep</i>
n1/n0	0.0000582	0.0000971	0.00487	0.00742	0.383
Yesp				0.852	0.799
Alti		0.0607	0.00444		-0.0014
Alti2					
Pend	-18.44	7.564	0.656		0.269
Pend2					-0.0121
OrW					
OrS					
TMed					
TEne					
TJul					
TPri					
TVer					
TOto					
TInv				1.433	
Prec					
PrePri					
PreVer	5.849		0.294		
PreOto				0.0573	
PreInv					
TMin					
Tp0	2.213				
Tp5					
Pp0			0.0185		
Pp5					
Icon				2.004	0.0852
Gdd0					
Gdd5					
IO0		-341.72			
IO5					
Daut		0.915	0.230		0.00876
U100	4.266	1.396			
U500					-0.00346
HPd					0.000720
cte	-1086.22	-341.72	-78.56	-46.82	-1.367

Apéndice 1b (cont.). Valor y signo del coeficiente β de las variables que han entrado en los modelos. Abreviaturas de las variables en la tabla 8.1, y de las especies en la tabla 2.1.

Aves1-CGCM2-B2						
	<i>Aegmon</i>	<i>Aquada</i>	<i>Apucaf</i>	<i>Cergal</i>	<i>Chedup</i>	<i>Embsch</i>
n1/n0	0.0302	0.0326	0.0122	0.0873	0.0473	0.0234
Yesp	0.961	0.918	0.516	0.664	0.430	0.746
Alti				-0.000738	-0.00110	-0.00241
Alti2						
Pend		0.999	0.748		-0.2007	-0.466
Pend2		-0.0744	-0.0338			
OrW		-0.0375				
OrS						
TMed						
TEne						
TJul						
TPri						
TVer					-0.772	
TOto						
TInv						
Prec						
PrePri		-0.0359				
PreVer	-0.251	0.111				0.0264
PreOto						
PreInv	-0.0210		0.0856		-0.0468	
TMin						
Tp0						
Tp5						
Pp0						
Pp5						
Icon	0.423	0.277		0.115		0.0928
Gdd0						
Gdd5				0.0000490		
IO0	1.3520		-1.860	-0.402		
IO5					-1.080	
Daut	0.0219	-0.0108			0.0177	
U100	-0.0135				0.0122	
U500					-0.00989	
HPd						
cte	-10.08	-0.111	-5.102	-6.475	21.058	-0.803

Apéndice 1b (cont.). Valor y signo del coeficiente β de las variables que han entrado en los modelos. Abreviaturas de las variables en la tabla 8.1, y de las especies en la tabla 2.1.

Aves2-CGCM2-B2						
	<i>Fulcri</i>	<i>Oxyleu</i>	<i>Ptealc</i>	<i>Pteori</i>	<i>Tettet</i>	<i>Teturo</i>
n1/n0	0.00507	0.0112	0.102	0.201	0.351	0.0281
Yesp		0.712	0.701	0.242	-0.206	0.404
Alti			-0.00296		0.00091	
Alti2						
Pend	-0.644	-0.703	-1.208	-0.488	-0.833	1.323
Pend2						-0.0388
OrW				0.00832		
OrS			-0.0288	-0.0119	-0.00887	
TMed						
TEne			-0.860	-0.146		
TJul			-0.863			
TPri						
TVer						
TOto						-2.259
TInv	1.100					
Prec						
PrePri				-0.0828		
PreVer	-0.0388		-0.0681		-0.0220	0.183
PreOto						
PreInv		-0.431				
TMin						
Tp0						
Tp5						
Pp0			0.0259			
Pp5						
Icon		0.223			0.469	
Gdd0						
Gdd5						
IO0			-5.511			-1.593
IO5		2.394				
Daut						
U100	0.0269		0.0126	0.00474	-0.00653	
U500	-0.0182	-0.0178				0.0123
HPd			-0.00342	-0.00117	-0.00075	
cte	-11.69	7.344	34.12	4.132	-5.954	14.539

Apéndice 1b (cont.). Valor y signo del coeficiente β de las variables que han entrado en los modelos. Abreviaturas de las variables en la tabla 8.1, y de las especies en la tabla 2.1.

Mamíferos-CGCM2-B2						
	<i>Arvsap</i>	<i>Galpyr</i>	<i>Lynpar</i>	<i>Lepcas</i>	<i>Miccab</i>	<i>Rhimeh</i>
n1/n0	0.410	0.0908	0.00526	0.0124	0.0446	0.0331
Yesp	0.976	0.660	1.180	0.969	1.0659	0.677
Alti	0.000506	0.00171	0.00587	0.00688	0.00120	0.0148
Alti2						
Pend	0.0516	0.510				
Pend2		-0.0231				
OrW						
OrS						
TMed						
TEne						
TJul						
TPri						
TVer	-0.187					
TOto						
TInv		-0.105				
Prec						
PrePri		-0.00842			0.0620	
PreVer	-0.0224	0.0314		-0.140		-0.0224
PreOto	0.0411					
PreInv						
TMin						
Tp0						
Tp5						
Pp0						
Pp5						
Icon				-1.653		
Gdd0						
Gdd5			0.00040			0.0000401
IO0	-0.413					0.380
IO5					-0.43487	
Daut						
U100	-0.00692	-0.0144				
U500					0.00664	-0.00744
HPd	0.000332					
cte	4.167	-0.459	-50.991	16.749	-3.720	-6.292

Apéndice 1c. Valor y signo del coeficiente β de las variables que han entrado en los modelos. Abreviaturas de las variables en la tabla 8.1, y de las especies en la tabla 2.1. Con la terminación “-0” se indica la especie tal como era considerada antes de la subdivisión en varias especies.

Anfibios1-ECHAM4-A2/B2					
	<i>Alydic</i>	<i>Chiolus</i>	<i>Calasp-0</i>	<i>Calasp</i>	<i>Calarn</i>
n1/n0	0.0269	0.0335	0.036	0.036	0.000388
Yesp	0.724	0.870	2.370	2.497	0.0756
Alti			0.00259	0.00247	
Alti2					
Pend	0.955	0.606	1.151	1.001	
Pend2	-0.0323	-0.0272	-0.0479	-0.0416	
OrW					
OrS		-0.0232			
TMed					
TEne					
TJul					
TPri					
TVer					
TOto					
TInv					
Prec	-0.0220				
PrePri					
PreVer			-0.189	-0.184	
PreOto					
PreInv					
TMin					
Tp0					
Tp5					
Pp0			0.0286	0.0294	
Pp5					
Icon		-0.194			
Gdd0					
Gdd5					
IO0	5.3004		-3.613	-3.848	
IO5					
Daut		-0.0207			
U100					
U500	-0.0139		-0.0336	-0.0355	
HPd					
cte	-8.003	3.536	4.234	5.767	-99.90

Apéndice 1c (cont.). Valor y signo del coeficiente β de las variables que han entrado en los modelos. Abreviaturas de las variables en la tabla 8.1, y de las especies en la tabla 2.1. Con la terminación “-0” se indica la especie tal como era considerada antes de la subdivisión en varias especies.

Anfibios2-ECHAM4-A2/B2						
	<i>Ranibe</i>	<i>Ranpyr</i>	<i>Salsal-0</i>	<i>Salsal</i>	<i>Sallong</i>	<i>Tripyg</i>
n1/n0	0.101	0.00477	0.376	0.342	0.0186	0.0994
Yesp	1.012	1.021	0.956	1.011	0.290	1.198
Alti			0.00134	0.00147		
Alti2						
Pend	1.044		0.723	0.749	0.485	0.105
Pend2	-0.0532		-0.0401	-0.0458		
OrW	-0.0219	0.105				-0.0125
OrS						0.0218
TMed						
TEne			0.107			
TJul				0.229		
TPri						
TVer						
TOto						
TInv						
Prec				0.00282		
PrePri						0.0500
PreVer			-0.0125	-0.0128	-1.512	
PreOto						
PreInv					0.368	
TMin						
Tp0						
Tp5						
Pp0			0.00712			
Pp5						
Icon			0.156		1.221	0.0670
Gdd0						
Gdd5						
IO0		1.098			-7.498	
IO5			-0.776			
Daut		0.102	0.00738	0.0069		
U100	0.00745					
U500	-0.0125		-0.00382	-0.00248		
HPd			0.000400	0.00043		
cte	1.260	-23.725	-6.506	-8.376	-19.85	-4.052

Apéndice 1c (cont.). Valor y signo del coeficiente β de las variables que han entrado en los modelos. Abreviaturas de las variables en la tabla 8.1, y de las especies en la tabla 2.1. Con la terminación “-0” se indica la especie tal como era considerada antes de la subdivisión en varias especies.

Reptiles1-ECHAM4-A2/B2						
	<i>Algmar</i>	<i>Ibemon-0</i>	<i>Ibemon</i>	<i>Ibecyr</i>	<i>Ibegal</i>	<i>Ibemar</i>
n1/n0	0.00585	0.0324	0.0225	0.00756	0.00194	0.000388
Yesp	0.249	2.374		0.821	1.026	0.948
Alti	0.00315	0.00376				
Alti2						
Pend	0.283	0.403	0.687	1.420		
Pend2			-0.0155	-0.0433		
OrW						
OrS						
TMed						
TEne						
TJul			-0.688			
TPri						
TVer						
TOto						
TInv		0.864				
Prec						
PrePri						
PreVer	0.649	-0.0592	-0.0378			
PreOto			0.0375			
PreInv						
TMin						
Tp0						
Tp5						
Pp0						
Pp5						
Icon						0.0011
Gdd0						
Gdd5						
IO0		0.838				
IO5						
Daut						
U100						
U500		-0.0362	0.0225	-0.0169		
HPd						
cte	-14.57	-4.339	2.130	-4.675	-0.128	-0.336

Apéndice 1c (cont.). Valor y signo del coeficiente β de las variables que han entrado en los modelos. Abreviaturas de las variables en la tabla 8.1, y de las especies en la tabla 2.1.

Reptiles2-ECHAM4-A2/B2					
	<i>Ibeara</i>	<i>Ibeaur</i>	<i>Ibebon</i>	<i>Maulep</i>	<i>Tesgra</i>
n1/n0	0.0000582	0.0000971	0.00487	0.383	0.00742
Yesp		0.145		0.846	0.669
Alti		0.0384	0.00357	-0.00185	
Alti2					
Pend	-19.73	5.895	0.497	0.331	
Pend2				-0.0138	
OrW					
OrS				0.00796	
TMed					
TEne					0.932
TJul					
TPri					
TVer					
TOto					
TInv					
Prec	0.0824				
PrePri				0.0584	
PreVer	5.776	-1.176	0.142	-0.0317	-0.103
PreOto					
PreInv					
TMin					
Tp0					
Tp5					
Pp0					
Pp5					
Icon				0.101	1.448
Gdd0					
Gdd5				-0.00003	
IO0					
IO5					
Daut		0.667		0.00962	
U100	4.293	0.610			
U500				-0.00442	
HPd				0.00067	
cte	-848.76	-179.81	-25.87	1.136	-33.61

Apéndice 1c (cont.). Valor y signo del coeficiente β de las variables que han entrado en los modelos. Abreviaturas de las variables en la tabla 8.1, y de las especies en la tabla 2.1.

Aves1-ECHAM4-A2/B2						
	<i>Aegmon</i>	<i>Aquada</i>	<i>Apucal</i>	<i>Cergal</i>	<i>Chedup</i>	<i>Embsch</i>
n1/n0	0.0302	0.0326	0.0122	0.0873	0.0473	0.0234
Yesp	0.866	0.871	0.338	0.664	0.538	0.698
Alti				-0.000613		-0.00210
Alti2						
Pend		1.164	0.634			-0.510
Pend2		-0.0837	-0.0296			
OrW						
OrS						
TMed						
TEne						
TJul	0.326	0.328				
TPri						
TVer						
TOto					2.483	
TInv			0.643		-2.969	
Prec		-0.00971				
PrePri						
PreVer		0.231	-0.262			0.0163
PreOto						
PreInv			0.109		-0.141	
TMin						
Tp0						
Tp5						
Pp0						
Pp5						
Icon			0.828		-2.622	
Gdd0						
Gdd5				0.0000261		
IO0	0.809			-0.845		
IO5						
Daut	0.0259	-0.0115				
U100	-0.0069					
U500						
HPd						
cte	-13.646	-6.923	-28.175	-2.358	15.962	0.748

Apéndice 1c (cont.). Valor y signo del coeficiente β de las variables que han entrado en los modelos. Abreviaturas de las variables en la tabla 8.1, y de las especies en la tabla 2.1.

Aves2-ECHAM4-A2/B2						
	<i>Fulcri</i>	<i>Oxyleu</i>	<i>Ptealc</i>	<i>Pteori</i>	<i>Tettet</i>	<i>Teturo</i>
n1/n0	0.00507	0.0112	0.102	0.201	0.3508	0.0281
Yesp		0.621	0.405	0.316		0.526
Alti					0.000666	
Alti2						
Pend	-0.639	-0.346	-1.341	-0.431	-0.703	1.395
Pend2						-0.0432
OrW				0.00791	0.00727	
OrS			-0.0286	-0.0125		
TMed						
TEne				-0.471		
TJul						
TPri						
TVer						
TOto						
TInv	0.907					
Prec		-0.0131		0.00781		
PrePri						
PreVer			0.0452	0.0163	-0.0487	
PreOto						
PreInv						
TMin						
Tp0						
Tp5						-0.135
Pp0						0.0189
Pp5						
Icon			0.298	-0.228	0.375	
Gdd0						
Gdd5						
IO0			-3.205	-2.300		-3.522
IO5						
Daut						
U100			0.00833	0.00686	-0.00346	
U500	-0.0118				-0.00212	0.0158
HPd			-0.00313	-0.00108	-0.000653	
cte	-13.276	6.0264	2.799	10.543	-5.243	12.0477

Apéndice 1c (cont.). Valor y signo del coeficiente β de las variables que han entrado en los modelos. Abreviaturas de las variables en la tabla 8.1, y de las especies en la tabla 2.1.

Mamíferos-ECHAM4-A2/B2						
	<i>Arvsap</i>	<i>Galpyr</i>	<i>Lynpar</i>	<i>Lepcas</i>	<i>Miccab</i>	<i>Rhimeh</i>
n1/n0	0.410	0.0908	0.00526	0.0124	0.0446	0.0331
Yesp	0.9701	0.512	1.0758	0.873	0.917	0.767
Alti	0.000290	0.00169	0.00755	0.00696	0.00123	
Alti2						
Pend		0.450				
Pend2		-0.0188				
OrW						
OrS						
TMed						
TEne						
TJul						
TPri						
TVer		3.483				
TOto						
TInv		-3.660		1.196		
Prec						
PrePri						0.0742
PreVer	-0.0192				-0.0512	-0.0885
PreOto						
PreInv						
TMin						
Tp0						
Tp5						
Pp0						
Pp5						
Icon	-0.0637	-3.056				
Gdd0						
Gdd5	-0.000013		0.000281			
IO0		0.213			0.659	
IO5						
Daut		0.00792				0.0170
U100	-0.00778	-0.0162				
U500	0.000283	0.00302				-0.0069
HPd						0.0002
cte	3.293	-2.487	-46.07	-17.80	-2.249	-2.296

Apéndice 2. Peso relativo para cada una de las variables que entraron en los modelos según el test de Wald. Abreviaturas de las variables en la tabla 8.1 y de las especies, en la tabla 2.1.

2a. CGCM2-A2

2b. CGCM2-B2

2c. ECHAM4-A2/B2

Apéndice 2a. Peso relativo para cada una de las variables que entraron en los modelos según el test de Wald. Abreviaturas de las variables en la tabla 8.1 y de las especies, en la tabla 2.1. Con la terminación “-0” se indica la especie tal como era considerada antes de la subdivisión en varias especies.

Anfibios1-CGCM2-A2					
	<i>Alydic</i>	<i>Chiolus</i>	<i>Calasp-0</i>	<i>Calasp</i>	<i>Calarn</i>
Yesp	58.02		57.61	54.94	0.00736
Alti	9.04		22.08	8.39	
Alti2			17.68		
Pend	24.07	18.48	15.77	32.20	0.00664
Pend2	16.20	6.64	13.22	34.83	
OrW					
OrS		6.26			
TMed					
TEne					
TJul		8.32			
TPri					
TVer	5.45				
TOto					
TInv					
Prec					
PrePri			5.19		
PreVer		18.21	16.62	19.45	
PreOto					
PreInv					
TMin					
Tp0			7.06	22.06	
Tp5					0.00185
Pp0					
Pp5		75.95			
Icon	14.01	18.11			
Gdd0					0.000956
Gdd5					
IO0	31.56		2.71		
IO5					
Daut		18.11			
U100					
U500		19.04	32.22	25.96	0.0102
HPd					
cte	14.79	4.57	2.27	12.22	0.000777

Apéndice 2a (cont.). Peso relativo para cada una de las variables que entraron en los modelos según el test de Wald. Abreviaturas de las variables en la tabla 8.1 y de las especies, en la tabla 2.1. Con la terminación “-0” se indica la especie tal como era considerada antes de la subdivisión en varias especies.

Anfibios2-CGCM2-A2						
	<i>Ranibe</i>	<i>Ranpyr</i>	<i>Salsal-0</i>	<i>Salsal</i>	<i>Sallong</i>	<i>Tripyg</i>
Yesp	421.85	12.99	352.15	332.91	24.20	130.89
Alti			25.54	48.48	11.01	
Alti2						
Pend	91.35		271.45	255.27	7.28	24.38
Pend2	47.01		196.53	207.55		
OrW	8.09					
OrS		9.36				22.13
TMed						
TEne						
TJul			21.23			
TPri						
TVer				64.47	7.09	
TOto						
TInv						
Prec				56.75		
PrePri						
PreVer			2.74		22.69	6.75
PreOto						
PreInv						13.47
TMin						
Tp0						
Tp5						
Pp0			51.62			
Pp5						
Icon						
Gdd0						
Gdd5						
IO0		25.05			31.91	
IO5						
Daut			18.96	14.46	9.29	
U100	8.40				3.74	
U500	60.31		22.86	7.96	20.51	
HPd			13.28	14.54		
cte	2.47	19.93	57.68	117.93	6.54	60.67

Apéndice 2a (cont.). Peso relativo para cada una de las variables que entraron en los modelos según el test de Wald. Abreviaturas de las variables en la tabla 8.1 y de las especies, en la tabla 2.1. Con la terminación “-0” se indica la especie tal como era considerada antes de la subdivisión en varias especies.

Reptiles1-CGCM2-A2						
	<i>Algmar</i>	<i>Ibemon-0</i>	<i>Ibemon</i>	<i>Ibecyr</i>	<i>Ibegal</i>	<i>Ibemar</i>
Yesp	15.69	89.59		2.09	8.75	2.99
Alti	15.87	40.31	9.58	8.41		
Alti2						
Pend		18.66	42.11	21.89		
Pend2		4.33				
OrW						
OrS						
TMed						
TEne						
TJul			33.73			
TPri						
TVer	5.17					
TOto						
TInv		19.55				
Prec						
PrePri			29.83			
PreVer	6.75		20.39	6.73		
PreOto		31.87				
PreInv						
TMin						
Tp0						
Tp5						
Pp0						
Pp5						
Icon						
Gdd0						
Gdd5						
IO0			13.59			
IO5						
Daut	21.18					
U100						
U500		53.57	54.64	10.38		
HPd						
cte	3.86	0.255	2.57		0.0604	0.00769

Apéndice 2a (cont.). Peso relativo para cada una de las variables que entraron en los modelos según el test de Wald. Abreviaturas de las variables en la tabla 8.1 y de las especies, en la tabla 2.1.

Reptiles2-CGCM2-A2					
	<i>Ibeara</i>	<i>Ibeaur</i>	<i>Ibebon</i>	<i>Maulep</i>	<i>Tesgra</i>
Yesp				421.11	31.64
Alti		0.0183	5.90	79.83	
Alti2					
Pend	0.0104	0.0262	3.82	32.49	
Pend2	0.0178			13.49	
OrW					
OrS					
TMed					
TEne					
TJul					
TPri					
TVer					
TOto					
TInv					20.76
Prec					
PrePri					
PreVer	0.0547		6.75		
PreOto					3.71
PreInv					
TMin					
Tp0					
Tp5					
Pp0			9.49		
Pp5					
Icon				14.61	
Gdd0					
Gdd5					
IO0	0.00661	0.0171			
IO5					
Daut		0.0108	8.12	20.68	
U100	0.0127	0.0340	3.45		
U500				22.95	
HPd				26.27	
cte	0.0557	0.0444	10.64	14.30	16.74

Apéndice 2a (cont.). Peso relativo para cada una de las variables que entraron en los modelos según el test de Wald. Abreviaturas de las variables en la tabla 8.1 y de las especies, en la tabla 2.1.

Aves1-CGCM2-A2						
	<i>Aegmon</i>	<i>Aquada</i>	<i>Apucaf</i>	<i>Cergal</i>	<i>Chedup</i>	<i>Embsch</i>
Yesp	48.458	69.408	13.323	74.083	15.645	47.033
Alti				5.390		35.687
Alti2						
Pend		37.362	16.356		19.197	28.714
Pend2		23.227	9.566			
OrW						
OrS						
TMed						
TEne						
TJul						
TPri						
TVer					64.545	
TOto						
TInv						
Prec						
PrePri		10.866				
PreVer	18.775	21.378			4.877	11.422
PreOto						
PreInv	5.236		16.755		7.776	
TMin						
Tp0						
Tp5						
Pp0						
Pp5						
Icon	12.069	15.390		11.715		4.253
Gdd0						
Gdd5				12.910		
IO0	24.979		10.511	23.362		
IO5					13.888	
Daut	35.309	8.628			9.875	
U100	12.515				8.462	
U500					14.647	
HPd						
cte	21.502	3.861	38.392	13.145	61.659	1.137

Apéndice 2a (cont.). Peso relativo para cada una de las variables que entraron en los modelos según el test de Wald. Abreviaturas de las variables en la tabla 8.1 y de las especies, en la tabla 2.1.

Aves2-CGCM2-A2						
	<i>Fulcri</i>	<i>Oxyleu</i>	<i>Ptealc</i>	<i>Pteori</i>	<i>Tettet</i>	<i>Teturo</i>
Yesp		40.491	32.609	7.904	5.867	15.385
Alti			38.696		31.289	
Alti2						
Pend	11.522	29.867	157.051	242.762	500.366	36.309
Pend2						17.603
OrW						
OrS			36.769	16.642	9.280	
TMed						
TEne			48.768	42.937		
TJul			29.228			
TPri						
TVer						
TOto						39.622
TInv	23.770					
Prec						
PrePri						
PreVer	5.090		28.413	5.015	17.852	
PreOto		23.854		119.828		17.922
PreInv						
TMin						
Tp0						
Tp5						
Pp0			20.317			
Pp5						
Icon					188.306	
Gdd0						
Gdd5						
IO0		7.434	38.609			27.283
IO5						
Daut						
U100	4.737		27.048	4.268	21.812	
U500	10.891	17.479				15.679
HPd			6.304	7.427	10.119	
cte	24.626	37.342	68.949	118.917	78.848	17.422

Apéndice 2a (cont.). Peso relativo para cada una de las variables que entraron en los modelos según el test de Wald. Abreviaturas de las variables en la tabla 8.1 y de las especies, en la tabla 2.1.

Mamíferos-CGCM2-A2						
	<i>Arvsap</i>	<i>Galpyr</i>	<i>Lynpar</i>	<i>Lepcas</i>	<i>Miccab</i>	<i>Rhimeh</i>
Yesp	178.244	111.836	29.020	23.883	188.533	56.250
Alti	13.433	31.496	5.851	20.626	23.652	
Alti2						
Pend	11.288	59.667				
Pend2		35.568				
OrW						
OrS						
TMed						
TEne						
TJul						
TPri						
TVer	45.187					
TOto						
TInv		4.505				
Prec						
PrePri		3.966			22.239	29.894
PreVer	82.564	37.301		4.445		57.252
PreOto	57.264					
PreInv						
TMin						
Tp0						
Tp5						
Pp0						
Pp5						
Icon				16.787		
Gdd0						
Gdd5			7.781			
IO0	57.200					2.692
IO5						
Daut						13.509
U100	33.645	25.050				
U500						15.611
HPd	10.560					
cte	48.053	.697	7.949	6.312	66.754	45.081

Apéndice 2b. Peso relativo para cada una de las variables que entraron en los modelos según el test de Wald. Abreviaturas de las variables en la tabla 8.1 y de las especies, en la tabla 2.1. Con la terminación “-0” se indica la especie tal como era considerada antes de la subdivisión en varias especies.

Anfibios1-CGCM2-B2					
	<i>Alydic</i>	<i>Chiolus</i>	<i>Calasp-0</i>	<i>Calasp</i>	<i>Calarn</i>
Yesp	57.648		58.84	55.04	0.00751
Alti	8.733		6.78	8.39	
Alti2					
Pend	23.905	18.335	34.25	32.20	0.00659
Pend2	16.112	6.567	30.92	34.80	
OrW					
OrS		6.278			
TMed					
TEne		8.000			
TJul	5.108				
TPri					
TVer					
TOto					
TInv					
Prec					
PrePri			26.84		
PreVer		18.017	25.15	19.51	
PreOto					
PreInv					
TMin					
Tp0				22.01	
Tp5					0.00183
Pp0					
Pp5		72.267			
Icon	13.153	27.683			
Gdd0					0.000936
Gdd5					
IO0	31.499		16.88		
IO5					
Daut		18.089			
U100					
U500		19.113	25.35	26.01	0.0102
HPd					
cte	14.268	4.556	13.20	12.01	0.000787

Apéndice 2b (cont.). Peso relativo para cada una de las variables que entraron en los modelos según el test de Wald. Abreviaturas de las variables en la tabla 8.1 y de las especies, en la tabla 2.1. Con la terminación “-0” se indica la especie tal como era considerada antes de la subdivisión en varias especies.

Anfibios2-CGCM2-B2						
	<i>Ranibe</i>	<i>Ranpyr</i>	<i>Salsal-0</i>	<i>Salsal</i>	<i>Sallong</i>	<i>Tripyg</i>
Yesp	421.847	12.896	353.553	334.533	26.043	147.661
Alti			25.495	48.469	9.751	
Alti2						
Pend	91.346		271.665	255.405	12.892	25.946
Pend2	47.012		196.686	207.758		
OrW	8.094					
OrS		9.332				21.318
TMed						
TEne						
TJul			21.306	64.482		
TPri						
TVer						
TOto						
TInv						
Prec				56.567		10.562
PrePri						
PreVer			2.851		24.724	
PreOto						
PreInv						6.767
TMin						
Tp0						
Tp5						
Pp0			51.356			
Pp5						
Icon						
Gdd0						
Gdd5						
IO0		24.989			32.472	
IO5						
Daut			22.795	14.394	10.813	
U100	8.397					
U500	60.313			7.857	21.996	
HPd			13.292	14.551		
cte	2.466	19.906	57.711	117.623	.553	65.094

Apéndice 2b (cont.). Peso relativo para cada una de las variables que entraron en los modelos según el test de Wald. Abreviaturas de las variables en la tabla 8.1 y de las especies, en la tabla 2.1. Con la terminación “-0” se indica la especie tal como era considerada antes de la subdivisión en varias especies.

Reptiles1-CGCM2-B2						
	<i>Algmar</i>	<i>Ibemon-0</i>	<i>Ibemon</i>	<i>Ibecyr</i>	<i>Ibegal</i>	<i>Ibemar</i>
Yesp	11.736	89.46		2.10	8.75	2.99
Alti		40.20	8.84	8.52		
Alti2						
Pend	6.918	18.71	21.35	21.90		
Pend2		4.33	6.38			
OrW						
OrS						
TMed						
TEne						
TJul						
TPri						
TVer						
TOto						
TInv		19.55				
Prec						
PrePri						
PreVer			9.59	6.83		
PreOto	8.194	31.70	6.83			
PreInv						
TMin						0.00703
Tp0						
Tp5						
Pp0						
Pp5						
Icon	10.619		35.65			
Gdd0						
Gdd5						
IO0			20.42			
IO5						
Daut						
U100	10.224					
U500	16.458	53.43	46.29	10.52		
HPd						
cte	13.532	0.249	1.29	0.261	0.0604	0.00763

Apéndice 2b (cont.). Peso relativo para cada una de las variables que entraron en los modelos según el test de Wald. Abreviaturas de las variables en la tabla 8.1 y de las especies, en la tabla 2.1.

Reptiles2-CGCM2-B2					
	<i>Ibeara</i>	<i>Ibeaur</i>	<i>Ibebon</i>	<i>Maulep</i>	<i>Tesgra</i>
Yesp				423.190	31.991
Alti		0.0172	13.350	79.701	
Alti2					
Pend	0.0814	0.0246	9.993	32.379	
Pend2				13.447	
OrW					
OrS					
TMed					
TEne					
TJul					
TPri					
TVer					
TOto					
TInv					20.794
Prec					
PrePri					
PreVer	0.0772		5.898		
PreOto					4.015
PreInv					
TMin					
Tp0	0.0567				
Tp5					
Pp0			8.340		
Pp5					
Icon				14.470	12.352
Gdd0					
Gdd5					
IO0		0.0151			
IO5					
Daut		0.0103	6.146	20.749	
U100	0.0710	0.0341			
U500				22.853	
HPd				26.257	
cte	0.0863	0.0439	10.181	14.174	16.812

Apéndice 2b (cont.). Peso relativo para cada una de las variables que entraron en los modelos según el test de Wald. Abreviaturas de las variables en la tabla 8.1 y de las especies, en la tabla 2.1.

Aves1-CGCM2-B2						
	<i>Aegmon</i>	<i>Aquada</i>	<i>Apucaf</i>	<i>Cergal</i>	<i>Chedup</i>	<i>Embsch</i>
Yesp	48.466	64.066	13.388	74.027	15.333	46.656
Alti				5.313	4.832	35.499
Alti2						
Pend		35.948	16.323		7.407	28.794
Pend2		22.814	9.544			
OrW		17.119				
OrS						
TMed						
TEne						
TJul						
TPri						
TVer					74.373	
TOto						
TInv						
Prec						
PrePri		7.651				
PreVer	19.562	15.051				11.319
PreOto						
PreInv	5.658		16.879		63.836	
TMin						
Tp0						
Tp5						
Pp0						
Pp5						
Icon	13.049	15.554		11.328		4.031
Gdd0						
Gdd5				12.980		
IO0	25.844		10.621	23.296		
IO5					14.846	
Daut	34.671	7.502			15.741	
U100	12.763				11.387	
U500					14.495	
HPd						
cte	22.664	.004	38.548	13.193	64.856	1.075

Apéndice 2b (cont.). Peso relativo para cada una de las variables que entraron en los modelos según el test de Wald. Abreviaturas de las variables en la tabla 8.1 y de las especies, en la tabla 2.1.

Aves2-CGCM2-B2						
	<i>Fulcri</i>	<i>Oxyleu</i>	<i>Ptealc</i>	<i>Pteori</i>	<i>Tettet</i>	<i>Teturo</i>
Yesp		33.178	33.341	8.369	5.614	15.476
Alti			37.376		31.637	
Alti2						
Pend	11.526	29.584	156.976	200.122	500.940	36.323
Pend2						17.588
OrW				5.591		
OrS			36.306	14.744	9.164	
TMed						
TEne			47.897	33.310		
TJul			30.011			
TPri						
TVer						
TOto						39.306
TInv	23.836					
Prec						
PrePri				146.413		
PreVer	5.179		28.903		18.801	
PreOto		34.049				17.366
PreInv						
TMin						
Tp0						
Tp5						
Pp0			20.324			
Pp5						
Icon		6.002			187.730	
Gdd0						
Gdd5						
IO0			38.667			26.772
IO5		9.700				
Daut						
U100	4.742		26.826	9.832	21.433	
U500	10.931	18.357				15.227
HPd			6.266	5.662	10.110	
cte	24.692	22.798	70.585	67.800	77.899	17.101

Apéndice 2b (cont.). Peso relativo para cada una de las variables que entraron en los modelos según el test de Wald. Abreviaturas de las variables en la tabla 8.1 y de las especies, en la tabla 2.1.

Mamíferos-CGCM2-B2						
	<i>Arvsap</i>	<i>Galpyr</i>	<i>Lynpar</i>	<i>Lepcas</i>	<i>Miccab</i>	<i>Rhimeh</i>
Yesp	177.385	112.614	29.023	23.864		39.127
Alti	13.539	31.525	5.818	20.695	28.713	
Alti2						
Pend	11.534	59.858				
Pend2		35.758				
OrW						
OrS						
TMed						
TEne						
TJul						
TPri						
TVer	43.999					
TOto						
TInv		4.399				
Prec						
PrePri		3.950			12.918	
PreVer	82.434	37.737		4.511		8.385
PreOto	57.040					
PreInv						
TMin						
Tp0						
Tp5						
Pp0						
Pp5						
Icon				17.005		
Gdd0						
Gdd5			7.751			12.970
IO0	57.419					27.745
IO5					6.497	
Daut						13.153
U100	33.027	24.866				
U500					16.823	17.589
HPd	10.632					
cte	47.007	.690	7.919	6.479	72.442	16.783

Apéndice 2c. Peso relativo para cada una de las variables que entraron en los modelos según el test de Wald. Abreviaturas de las variables en la tabla 8.1 y de las especies, en la tabla 2.1. Con la terminación “-0” se indica la especie tal como era considerada antes de la subdivisión en varias especies.

Anfibios1-ECHAM4-A2/B2					
	<i>Alydic</i>	<i>Chiolus</i>	<i>Calasp-0</i>	<i>Calasp</i>	<i>Calarn</i>
Yesp	56.705	42.179	62.02	59.83	0.0251
Alti			11.55	10.90	
Alti2					
Pend	28.255	13.006	30.58	24.46	
Pend2	13.781	5.832	27.55	21.95	
OrW					
OrS		4.892			
TMed					
TEne					
TJul					
TPri					
TVer					
TOto					
TInv					
Prec	7.753				
PrePri					
PreVer			22.26	20.87	
PreOto					
PreInv					
TMin					
Tp0					
Tp5					
Pp0			25.34	26.16	
Pp5					
Icon		5.713			
Gdd0					
Gdd5					
IO0	17.145		17.26	19.06	
IO5					
Daut		8.992			
U100					
U500	13.601		19.99	20.05	
HPd					
cte	38.456	9.427	7.11	10.66	0.0321

Apéndice 2c (cont.). Peso relativo para cada una de las variables que entraron en los modelos según el test de Wald. Abreviaturas de las variables en la tabla 8.1 y de las especies, en la tabla 2.1. Con la terminación “-0” se indica la especie tal como era considerada antes de la subdivisión en varias especies.

Anfibios2-ECHAM4-A2/B2						
	<i>Ranibe</i>	<i>Ranpyr</i>	<i>Salsal-0</i>	<i>Salsal</i>	<i>Sallong</i>	<i>Tripyg</i>
Yesp	421.847	17.727	424.047	409.271	28.697	313.434
Alti			37.396	75.403		
Alti2						
Pend	91.346		223.582	215.619	32.856	19.539
Pend2	47.012		174.340	187.532		
OrW	8.094					4.229
OrS		7.392				21.098
TMed						
TEne			6.336			
TJul				70.133		
TPri						
TVer						
TOto						
TInv						
Prec						
PrePri						31.778
PreVer			8.769	12.953	22.960	
PreOto						
PreInv					18.477	
TMin						
Tp0						
Tp5						
Pp0			27.138	103.204		
Pp5						
Icon			25.607		23.996	5.226
Gdd0						
Gdd5						
IO0		14.380			6.398	
IO5			10.864			
Daut		8.608	13.816	12.330		
U100	8.397					
U500	60.313		24.334	10.527		
HPd			13.236	14.729		
cte	2.466	18.446	56.791	106.823	28.719	17.526

Apéndice 2c (cont.). Peso relativo para cada una de las variables que entraron en los modelos según el test de Wald. Abreviaturas de las variables en la tabla 8.1 y de las especies, en la tabla 2.1. Con la terminación “-0” se indica la especie tal como era considerada antes de la subdivisión en varias especies.

Reptiles1-ECHAM4-A2/B2						
	<i>Algmar</i>	<i>Ibemon-0</i>	<i>Ibemon</i>	<i>Ibecyr</i>	<i>Ibegal</i>	<i>Ibemar</i>
Yesp	34.765	99.31		19.67	8.75	3.007
Alti	10.387	47.10				
Alti2						
Pend	6.284	53.24	23.62	12.67		
Pend2			4.27	4.81		
OrW						
OrS						
TMed						
TEne						
TJul			35.05			
TPri						
TVer						
TOto						
TInv		54.37				
Prec						
PrePri						
PreVer	22.655	6.41	8.26			
PreOto			29.75			
PreInv						
TMin						
Tp0						
Tp5						
Pp0						
Pp5						
Icon						0.000409
Gdd0						
Gdd5						
IO0		33.95				
IO5						
Daut						
U100						
U500		51.24	76.03	5.30		
HPd						
cte	39.710	10.17	0.689	11.41	0.0604	0.0000124

Apéndice 2c (cont.). Peso relativo para cada una de las variables que entraron en los modelos según el test de Wald. Abreviaturas de las variables en la tabla 8.1 y de las especies, en la tabla 2.1.

Reptiles2-ECHAM4-A2/B2					
	<i>Ibeara</i>	<i>Ibeaur</i>	<i>Ibebon</i>	<i>Maulep</i>	<i>Tesgra</i>
Yesp		0.01421		285.503	48.186
Alti		0.01076	12.091	66.135	
Alti2					
Pend	0.0917	0.01507	9.061	39.670	
Pend2				15.633	
OrW					
OrS				7.440	
TMed					
TEne					9.201
TJul					
TPri					
TVer					
TOto					
TInv					
Prec	0.0124				
PrePri				26.073	
PreVer	0.0995	0.00641	3.917	29.498	4.411
PreOto					
PreInv					
TMin					
Tp0					
Tp5					
Pp0					
Pp5					
Icon				16.743	5.935
Gdd0					
Gdd5				18.136	
IO0				14.678	
IO5					
Daut		0.00664		22.126	
U100	0.0786	0.00830			
U500				32.481	
HPd				23.086	
cte	0.1041	0.01399	16.128	1.130	8.624

Apéndice 2c (cont.). Peso relativo para cada una de las variables que entraron en los modelos según el test de Wald. Abreviaturas de las variables en la tabla 8.1 y de las especies, en la tabla 2.1.

Aves1-ECHAM4-A2/B2						
	<i>Aegmon</i>	<i>Aquada</i>	<i>Apucaf</i>	<i>Cergal</i>	<i>Chedup</i>	<i>Embsch</i>
Yesp	72.653	66.102	2.453	89.754	43.555	54.024
Alti				3.864		36.037
Alti2						
Pend		48.246	10.238			35.516
Pend2		27.930	6.625			
OrW						
OrS						
TMed						
TEne						
TJul	19.222	14.409				
TPri						
TVer					6.757	
TOto						
TInv			5.036		8.827	
Prec		48.528				
PrePri						
PreVer		36.474	6.275			6.079
PreOto						
PreInv			28.752		122.620	
TMin						
Tp0						
Tp5						
Pp0						
Pp5						
Icon			15.100		9.911	
Gdd0						
Gdd5				6.694		
IO0	33.862			27.714		
IO5						
Daut	52.359	8.474				
U100	4.665					
U500						
HPd						
cte	42.896	7.235	17.332	2.053	79.746	2.945

Apéndice 2c (cont.). Peso relativo para cada una de las variables que entraron en los modelos según el test de Wald. Abreviaturas de las variables en la tabla 8.1 y de las especies, en la tabla 2.1.

Aves2-ECHAM4-A2/B2						
	<i>Fulcri</i>	<i>Oxyleu</i>	<i>Ptealc</i>	<i>Pteori</i>	<i>Tettet</i>	<i>Teturo</i>
Yesp		40.444	24.736	12.784		27.035
Alti					21.700	
Alti2						
Pend	9.915	14.630	196.689	140.411	389.975	40.681
Pend2						21.658
OrW				4.848	4.739	
OrS			37.086	15.983		
TMed						
TEne				24.878		
TJul						
TPri						
TVer						
TOto						
TInv	21.601					
Prec		22.494				
PrePri						
PreVer			25.549	7.284	112.844	
PreOto						
PreInv						
TMin						
Tp0						
Tp5						16.461
Pp0				4.745		5.853
Pp5						
Icon			19.290	10.524	170.347	
Gdd0						
Gdd5						
IO0			19.290	20.818		9.143
IO5						
Daut						
U100			12.627	18.579	6.175	
U500	6.483				7.694	28.072
HPd			5.432	4.979	8.407	
cte	24.298	19.632	3.964	29.123	91.237	6.096

Apéndice 2c (cont.). Peso relativo para cada una de las variables que entraron en los modelos según el test de Wald. Abreviaturas de las variables en la tabla 8.1 y de las especies, en la tabla 2.1.

Mamíferos-ECHAM4-A2/B2						
	<i>Arvsap</i>	<i>Galpyr</i>	<i>Lynpar</i>	<i>Lepcas</i>	<i>Miccab</i>	<i>Rhimeh</i>
Yesp	152.517	38.376	28.043	23.306	150.730	56.792
Alti	6.711	29.895	7.267	24.889	21.783	
Alti2						
Pend		44.661				
Pend2		24.885				
OrW						
OrS						
TMed						
TEne						
TJul						
TPri						
TVer		26.709				
TOto						
TInv		31.519		15.593		
Prec						
PrePri						57.535
PreVer	55.086				12.558	59.849
PreOto						
PreInv						
TMin						
Tp0						
Tp5						
Pp0						
Pp5						
Icon	12.980	29.802				
Gdd0						
Gdd5	18.533		8.784			
IO0		14.022			36.563	
IO5						
Daut		4.583				21.834
U100	39.310	24.415				
U500		4.250				14.409
HPd	8.553					4.010
cte	46.395	2.270	8.991	26.974	79.682	53.159

Apéndice 3. A continuación se representan gráficamente para cada especie: los modelos obtenidos según todas las fuentes de ambigüedad analizadas y la partición de la variación de cada modelo de circulación atmosférica y escenario de emisiones, así como la *favorabilidad consensuada* (máximo, mínimo, y media) y el *grado de incertidumbre*, para los distintos periodos a lo largo del siglo XXI. Asimismo, se representan los distintos modelos de la *favorabilidad consensuada* y el *grado de incertidumbre* según la ambigüedad en la taxonomía. Con la terminación “-0” se indica la especie tal como era considerada antes de la subdivisión en varias especies.

3.1 *Alytes dickhilleni*

3.2 *Chioglossa lusitanica*

3.3 Grupo *Calotriton asper* (*Calotriton asper*-0; *Calotriton asper*; *Calotriton arnoldi*)

3.4 *Rana ibérica*

3.5 *Rana pyrenaica*

3.6 Grupo *Salamandra salamandra* (*Salamandra salamandra*-0; *Salamandra salamandra*; *Salamandra longirostris*)

3.7 *Triturus pygmaeus*

3.8 *Algyroides marchi*

3.9 Grupo *Iberolacerta monticola* (*Iberolacerta monticola*-0; *Iberolacerta monticola*; *Iberolacerta cyreni*; *Iberolacerta galani*; *Iberolacerta matinezricai*)

3.10 *Iberolacerta aranica*

3.11 *Iberolacerta aurelioi*

3.12 *Iberolacerta bonnali*

3.13 *Mauremys leprosa*

3.14 *Testudo graeca*

3.15 *Aegypius monachus*

3.16 *Aquila adalberti*

3.17 *Apus caffer*

3.18 *Cercotrichas galactotes*

3.19 *Chersophilus duponti*

3.20 *Emberiza shoeniclus*

3.21 *Fulica cristata*

3.22 *Oxyura leucocephala*

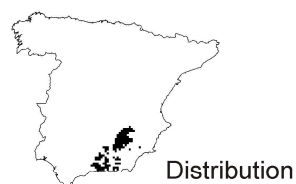
3.23 *Pterocles alchata*

- 3.24 *Pterocles orientalis***
- 3.25 *Tetrax tetrax***
- 3.26 *Tetrao urogallus***
- 3.27 *Arvicola sapidus***
- 3.28 *Galemys pyrenaicus***
- 3.29 *Lynx pardinus***
- 3.30 *Lepus castroviejo***
- 3.31 *Microtus cabrer***
- 3.32 *Rhinolophus mehelyi***

Apéndice 3.1. Partición de la variación y predicciones / Variation partitioning and predictions.

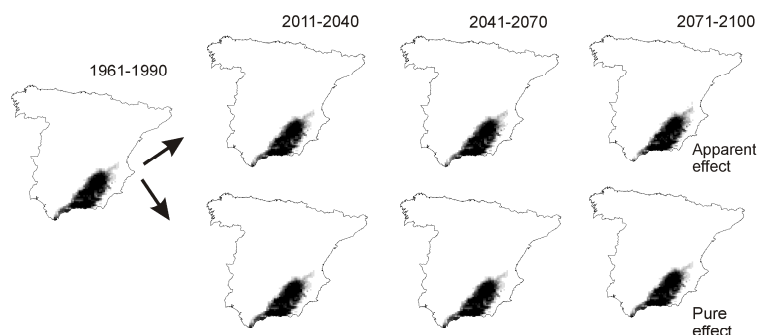
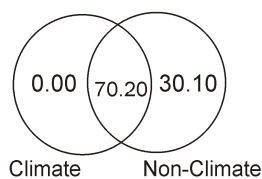


Alytes dickhilleni
English: Betic midwife toad
Spanish: Sapo partero bético

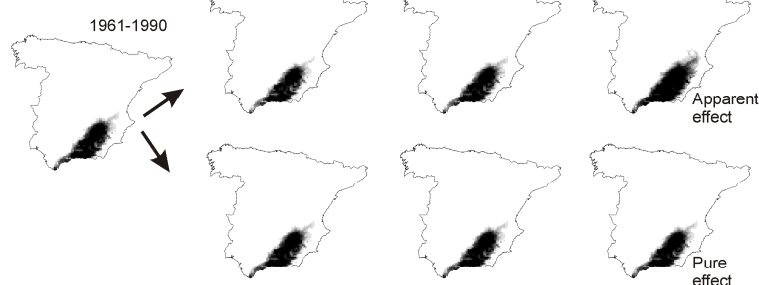
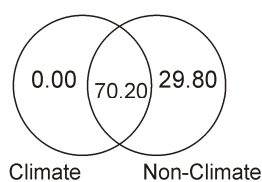


Models and Predictions

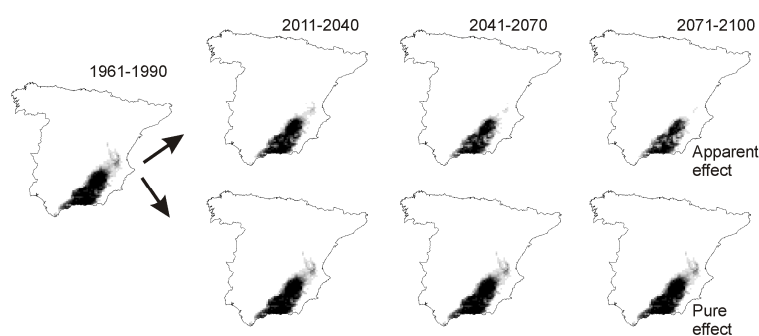
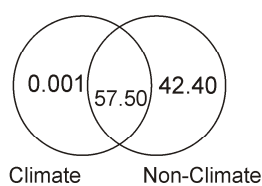
CGCM2-A2



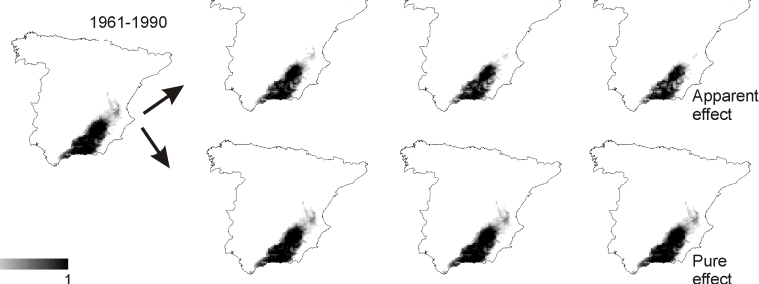
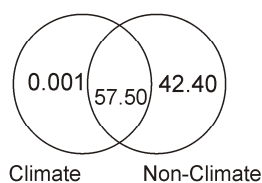
CGCM2-B2



ECHAM4-A2



ECHAM4-B2



Predicted favourability 0 1

Apéndice 3.1 (cont.). Modelos de favorabilidad consensuada y distribución de la incertidumbre / Consensual favourability models and uncertainty in distribution forecasts.

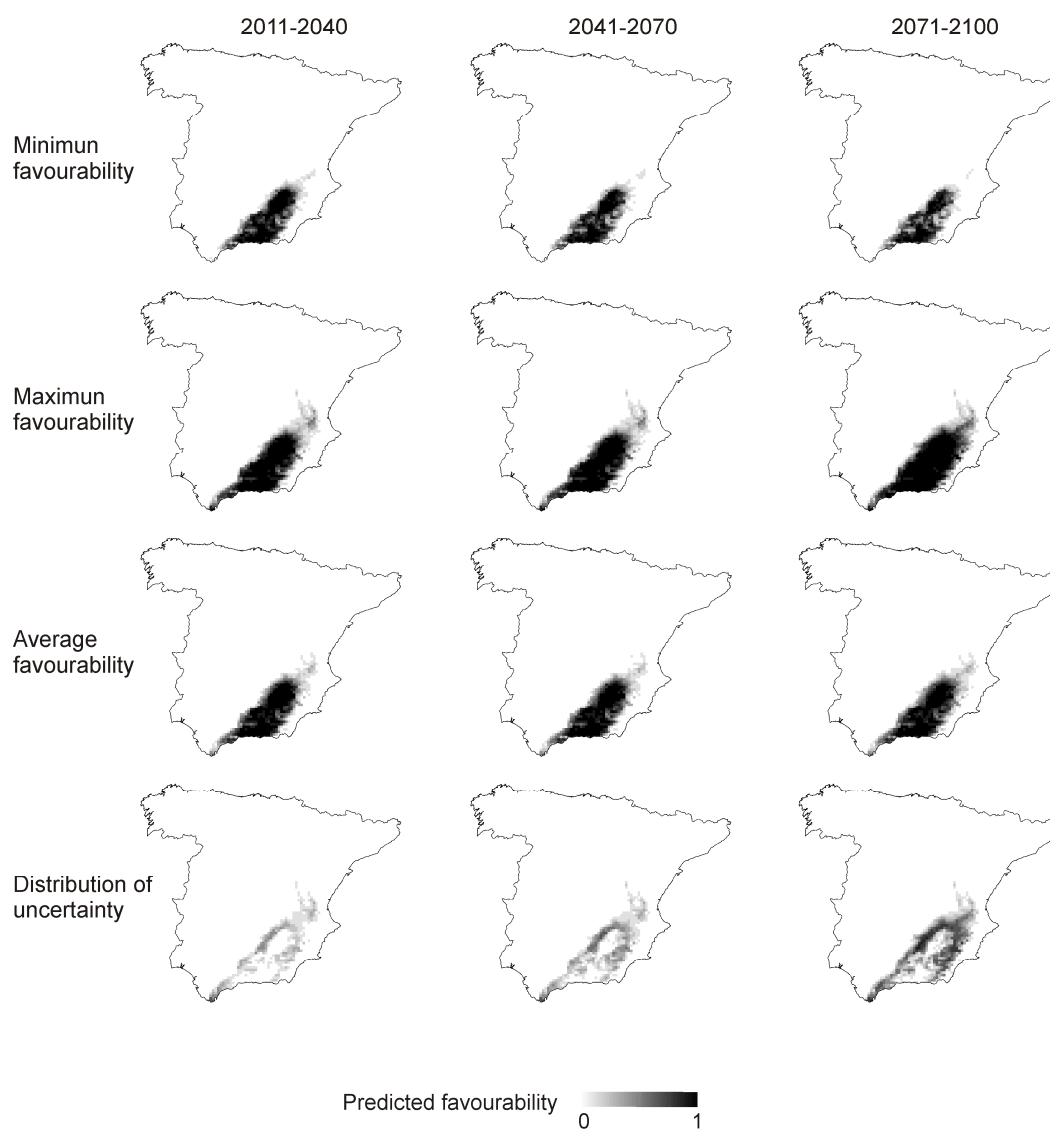


Alytes dickhilleni
English: Betic midwife toad
Spanish: Sapo partero bético



Distribution

Uncertainty in distribution forecasts



Predicted favourability 0 1

Apéndice 3.2. Partición de la variación y predicciones / Variation partitioning and predictions.



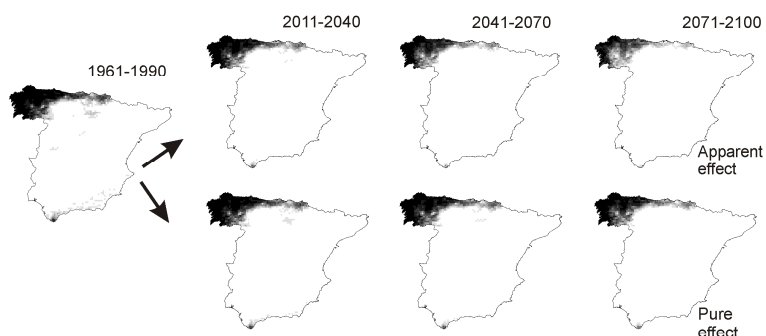
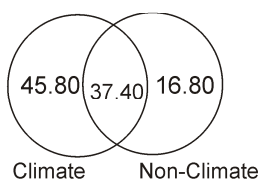
Chioglossa lusitanica
English: Golden striped salamander
Spanish: Salamandra rabilarga



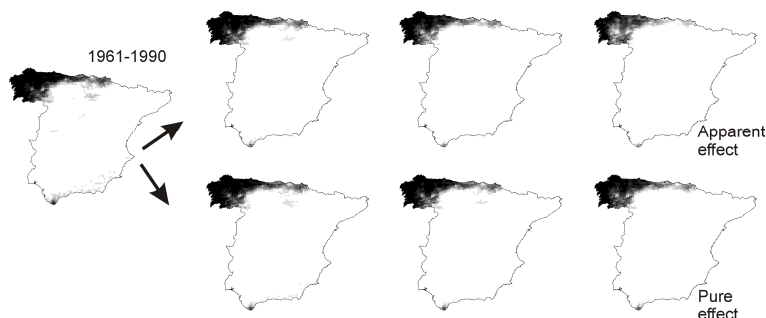
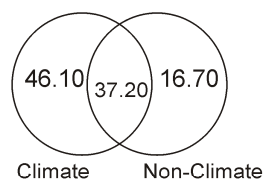
Distribution

Models and Predictions

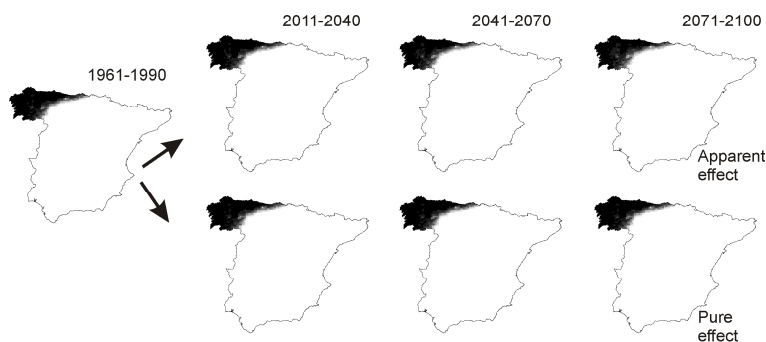
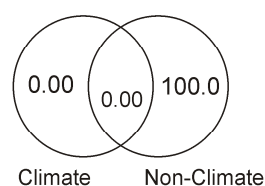
CGCM2-A2



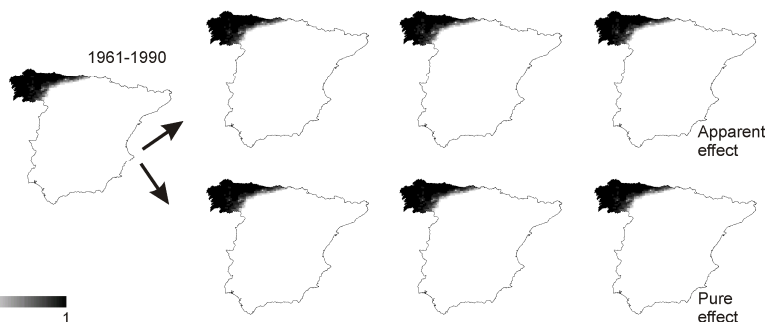
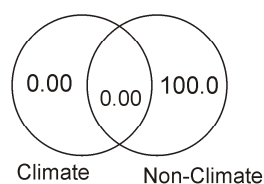
CGCM2-B2



ECHAM4-A2



ECHAM4-B2



Predicted favourability 0 1

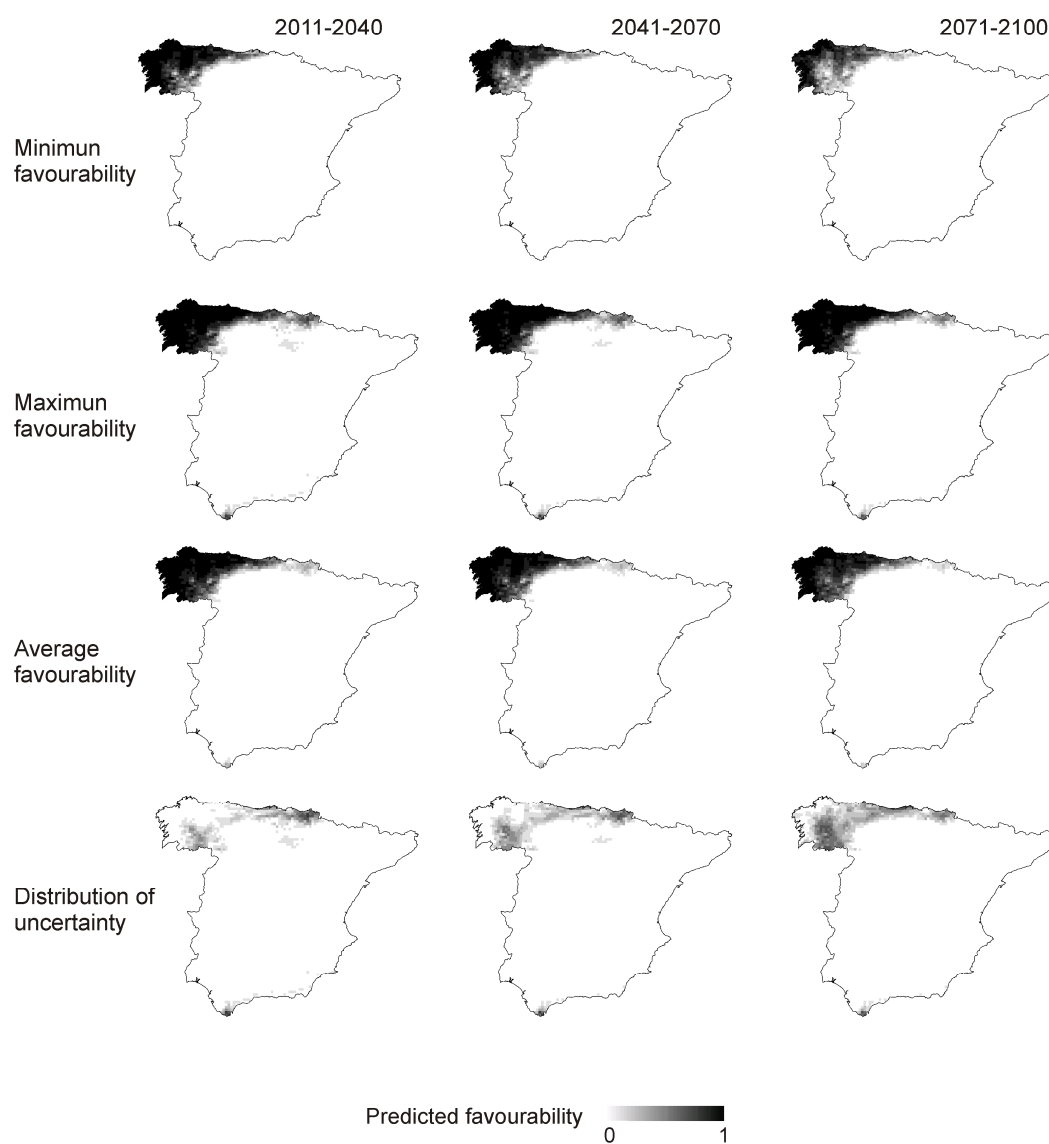
Apéndice 3.2 (cont.). Modelos de favorabilidad consensuada y distribución de la incertidumbre / Consensual favourability models and uncertainty in distribution forecasts.



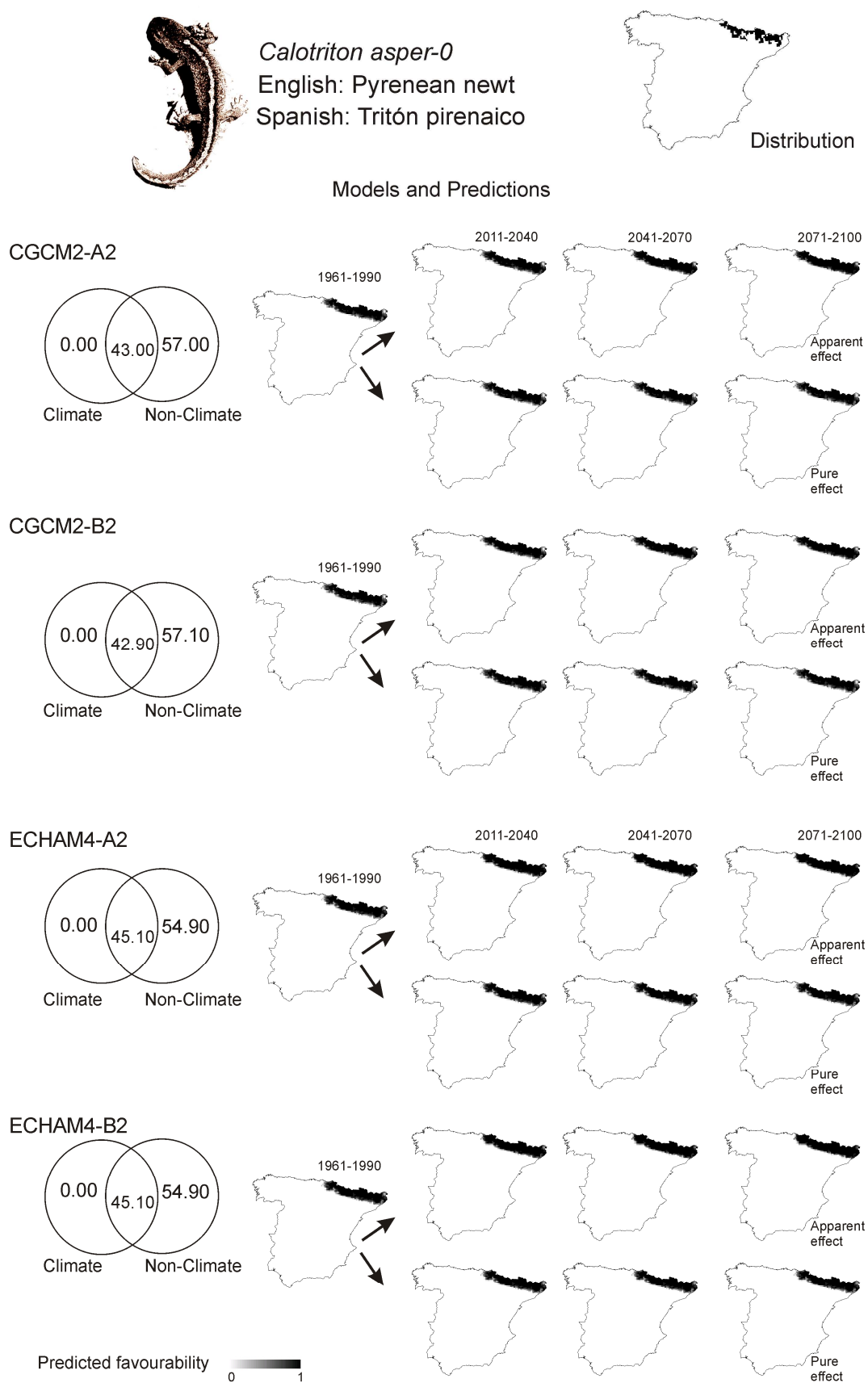
Chioglossa lusitanica
English: Golden striped salamander
Spanish: Salamandra rabilarga



Uncertainty in distribution forecasts



Apéndice 3.3. Partición de la variación y predicciones / Variation partitioning and predictions.



Apéndice 3.3 (cont.). Modelos de favorabilidad consensuada y distribución de la incertidumbre / Consensual favourability models and uncertainty in distribution forecasts.

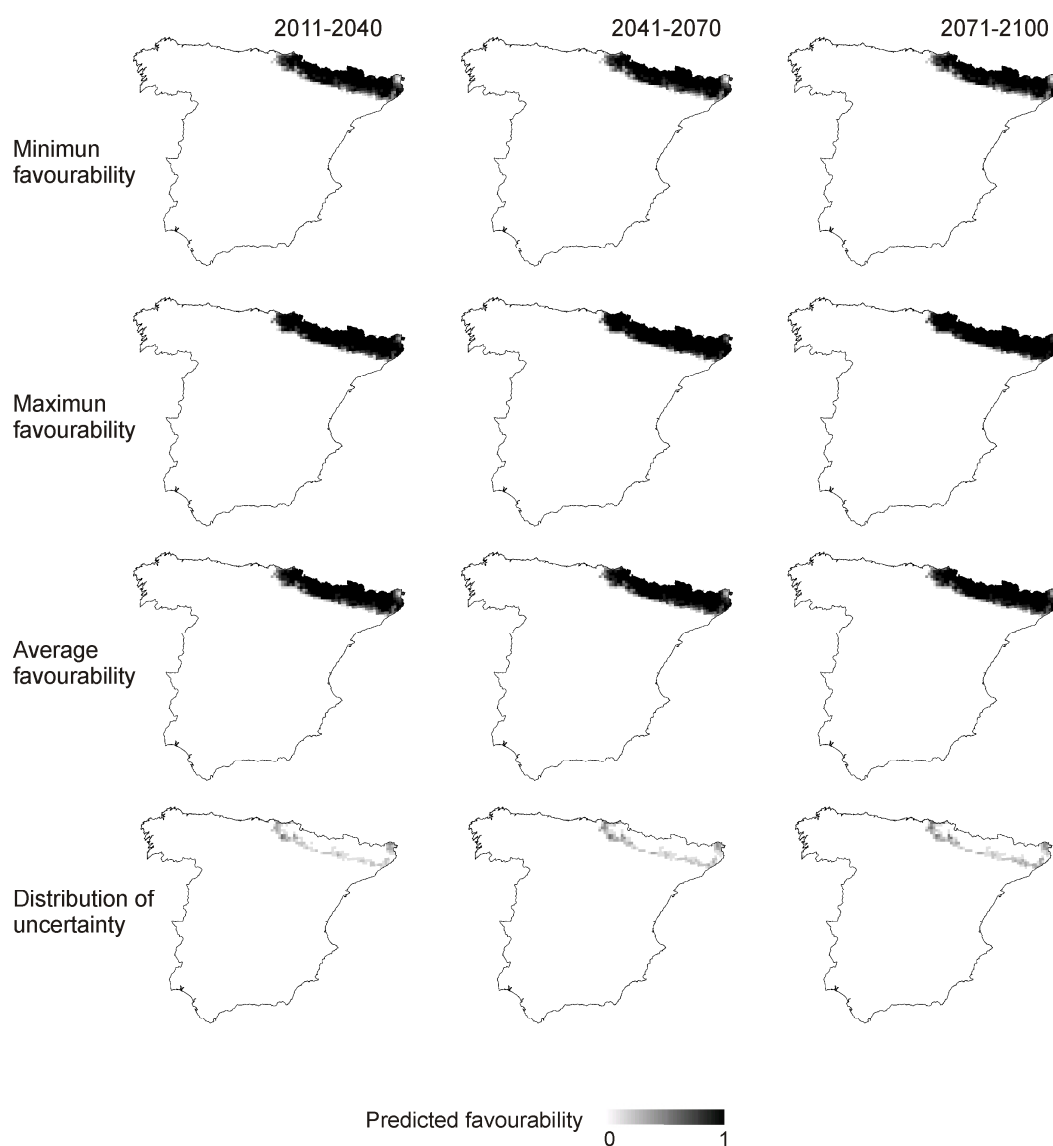


Calotriton asper-0
English: Pyrenean newt
Spanish: Tritón pirenaico



Distribution

Uncertainty in distribution forecasts



Apéndice 3.3 (cont.). Partición de la variación y predicciones / Variation partitioning and predictions.



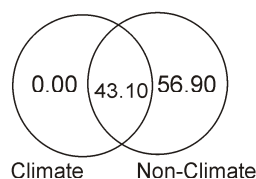
Calotriton asper
English: Pyrenean newt
Spanish: Tritón pirenaico



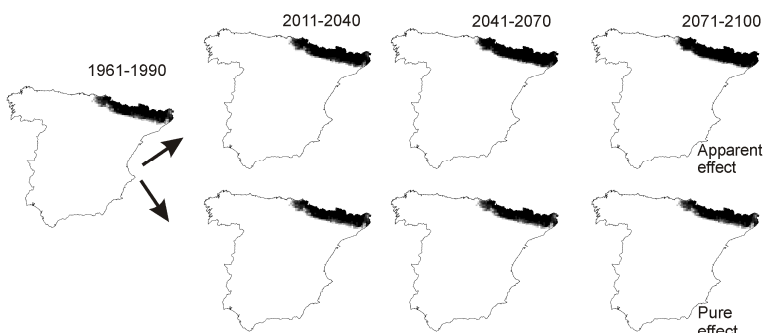
Distribution

Models and Predictions

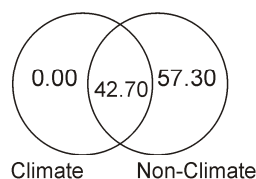
CGCM2-A2



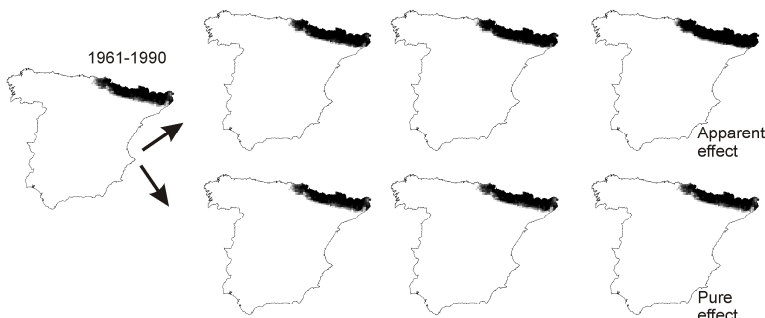
Climate Non-Climatic



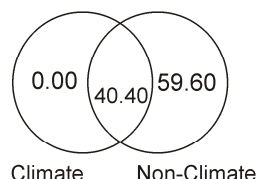
CGCM2-B2



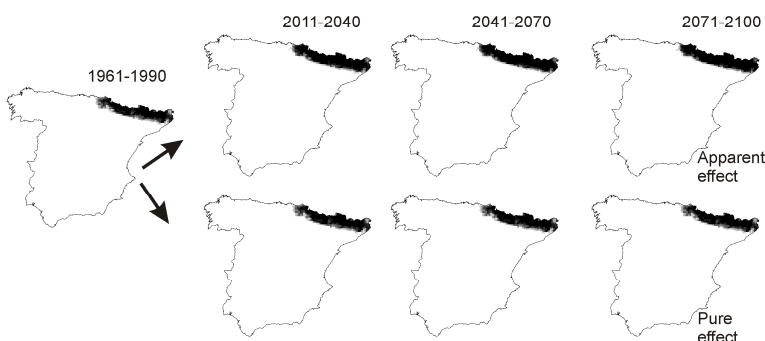
Climate Non-Climatic



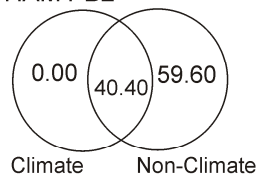
ECHAM4-A2



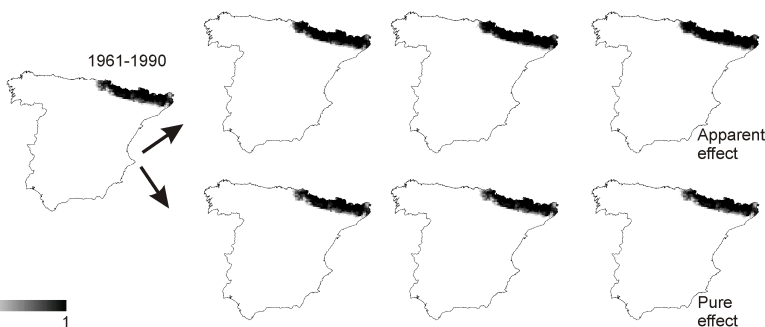
Climate Non-Climatic



ECHAM4-B2



Climate Non-Climatic



Predicted favourability 0 1

Apéndice 3.3 (cont.). Modelos de favorabilidad consensuada y distribución de la incertidumbre / Consensual favourability models and uncertainty in distribution forecasts.

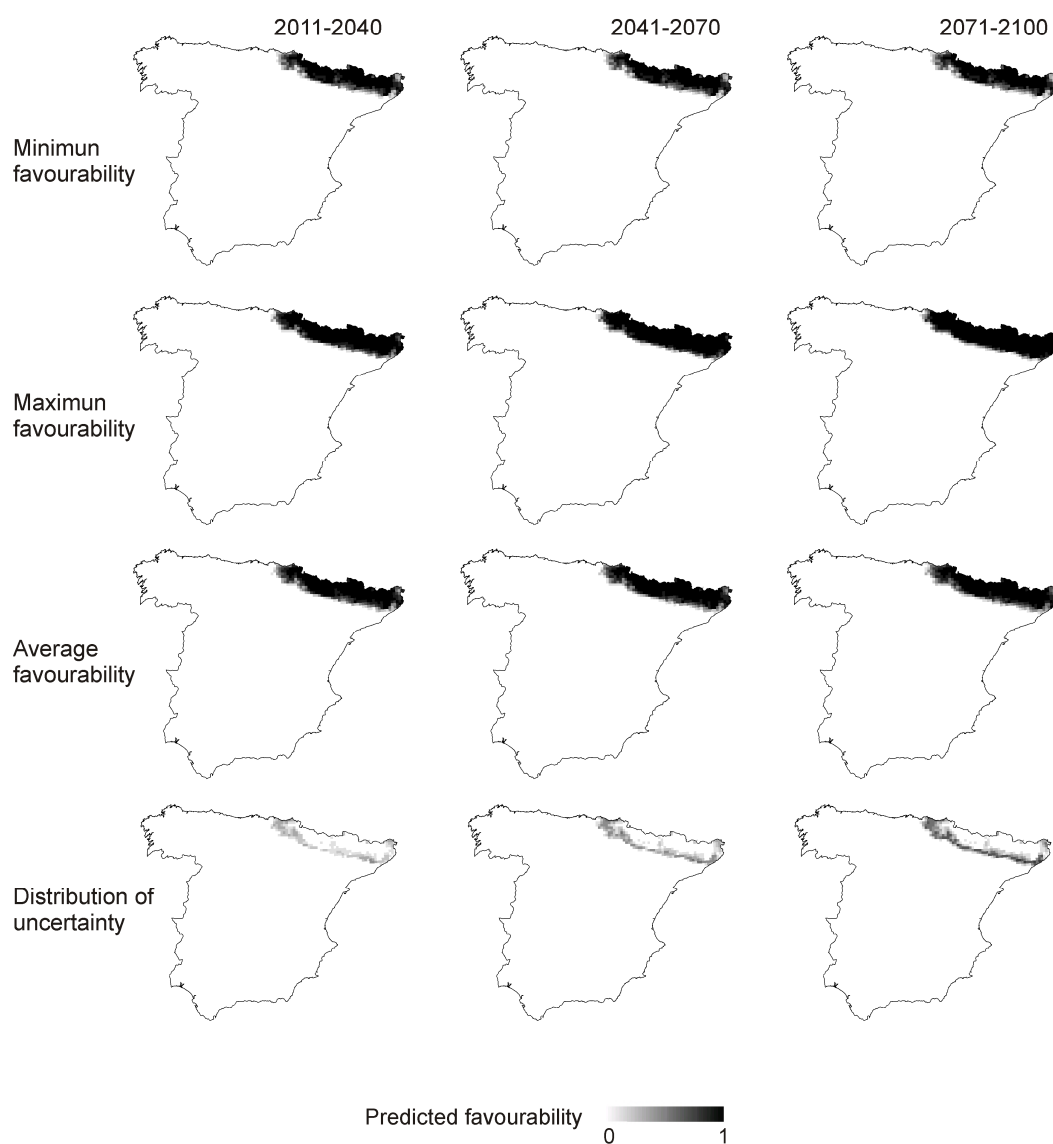


Calotriton asper
English: Pyrenean newt
Spanish: Tritón pirenaico



Distribution

Uncertainty in distribution forecasts



Apéndice 3.3 (cont.). Partición de la variación y predicciones / Variation partitioning and predictions.



Calotriton arnoldi

English: -

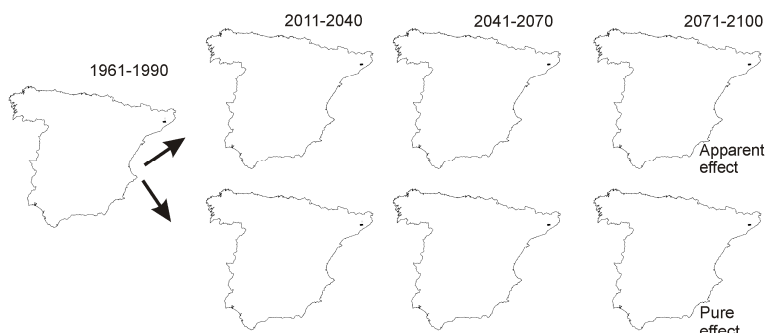
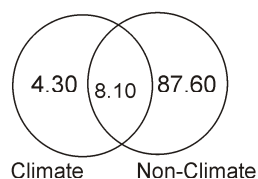
Spanish: Tritón del Montseny



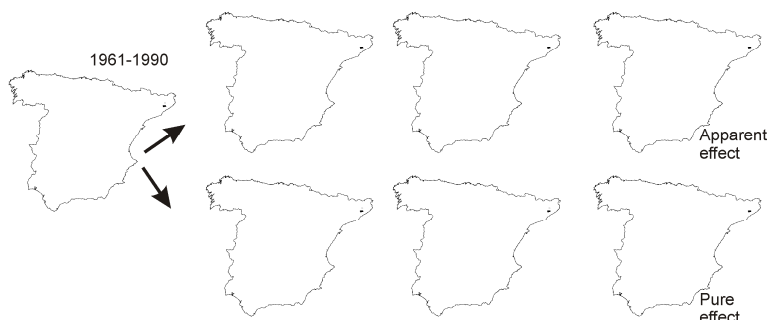
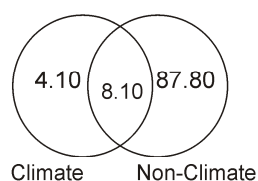
Distribution

Models and Predictions

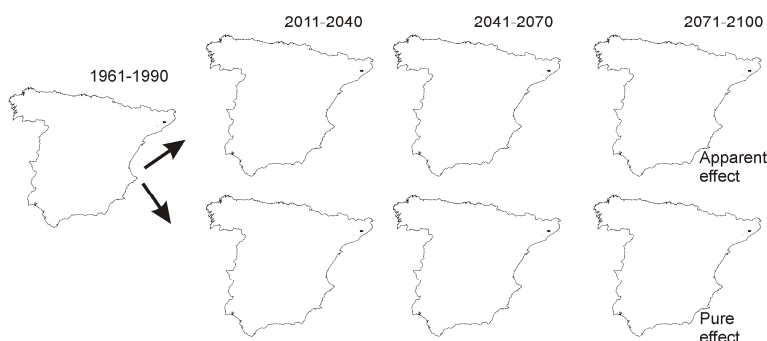
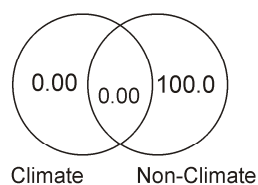
CGCM2-A2



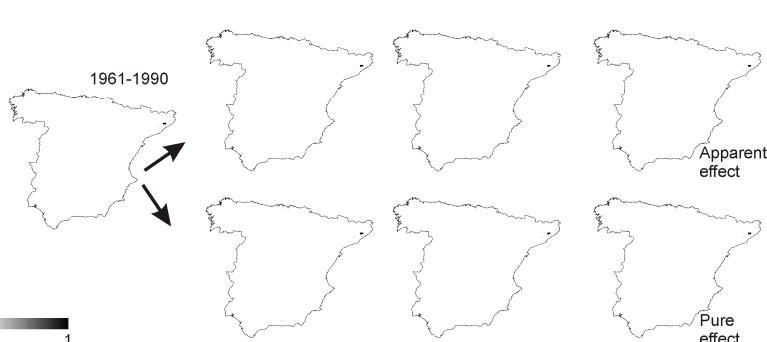
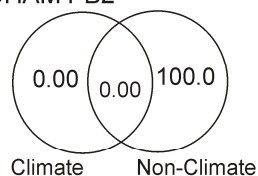
CGCM2-B2



ECHAM4-A2



ECHAM4-B2



Predicted favourability 0 1

Apéndice 3.3 (cont.). Modelos de favorabilidad consensuada y distribución de la incertidumbre / Consensual favourability models and uncertainty in distribution forecasts.



Calotriton arnoldi

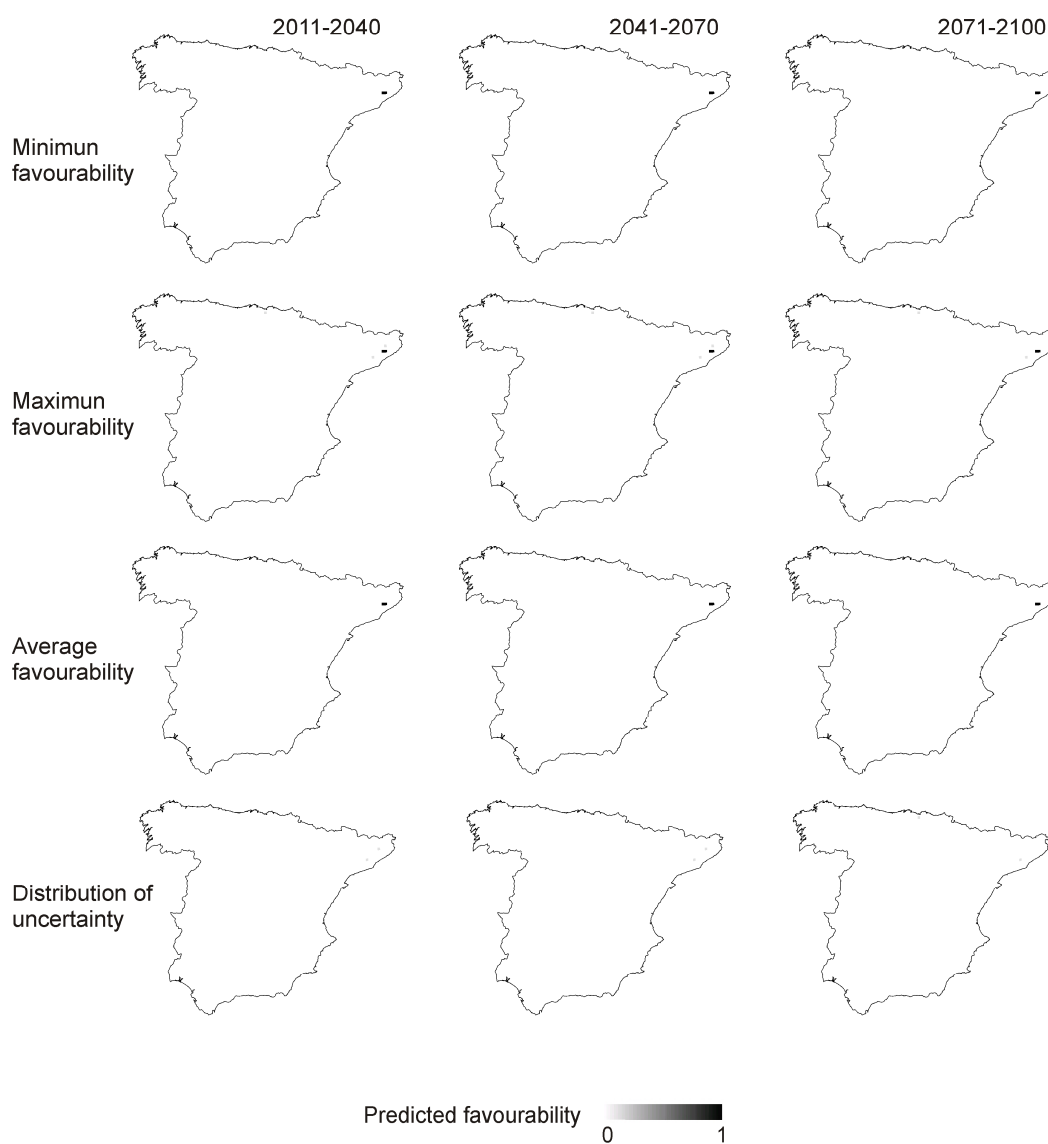
English: -

Spanish: Tritón del Montseny



Distribution

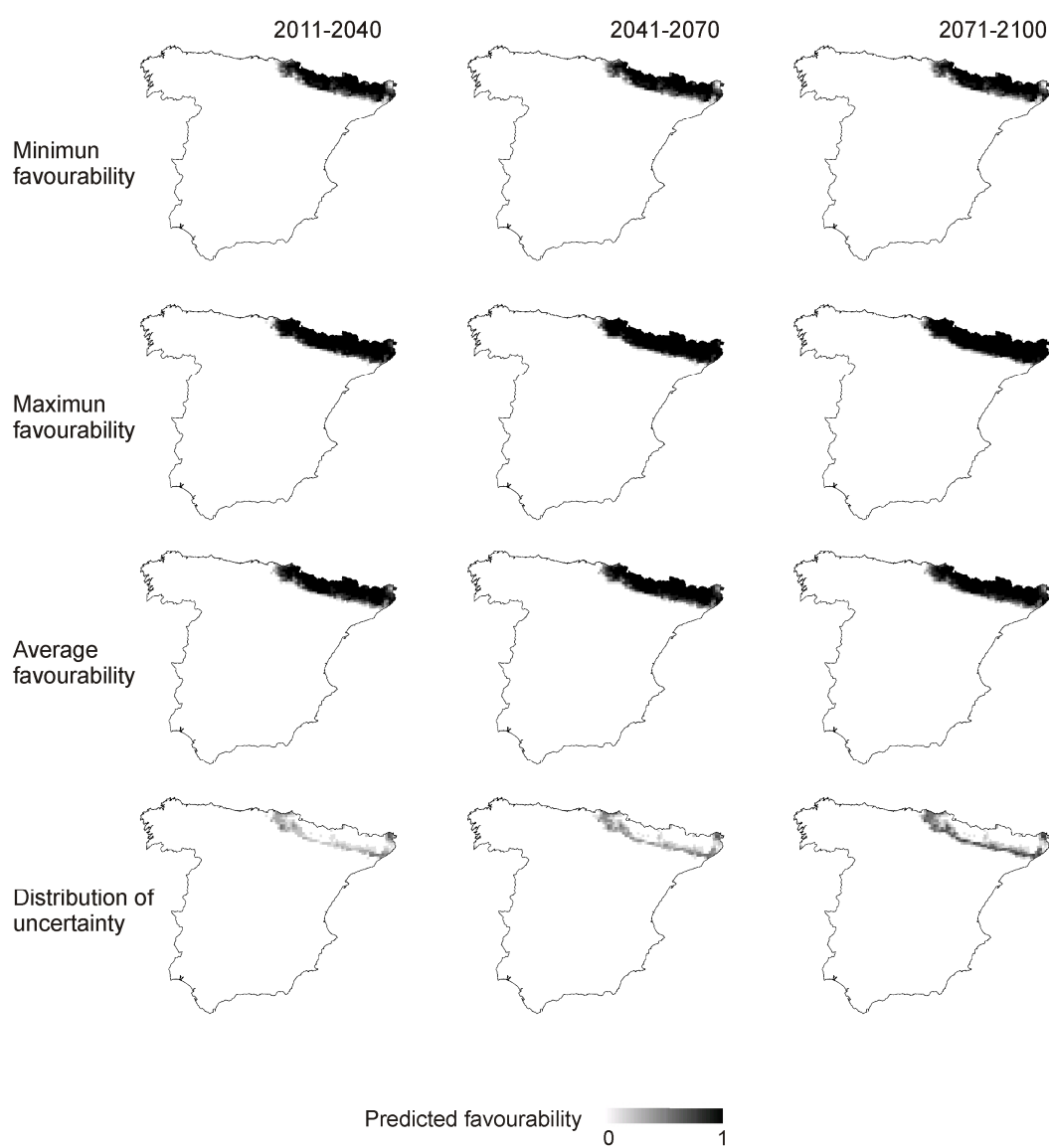
Uncertainty in distribution forecasts



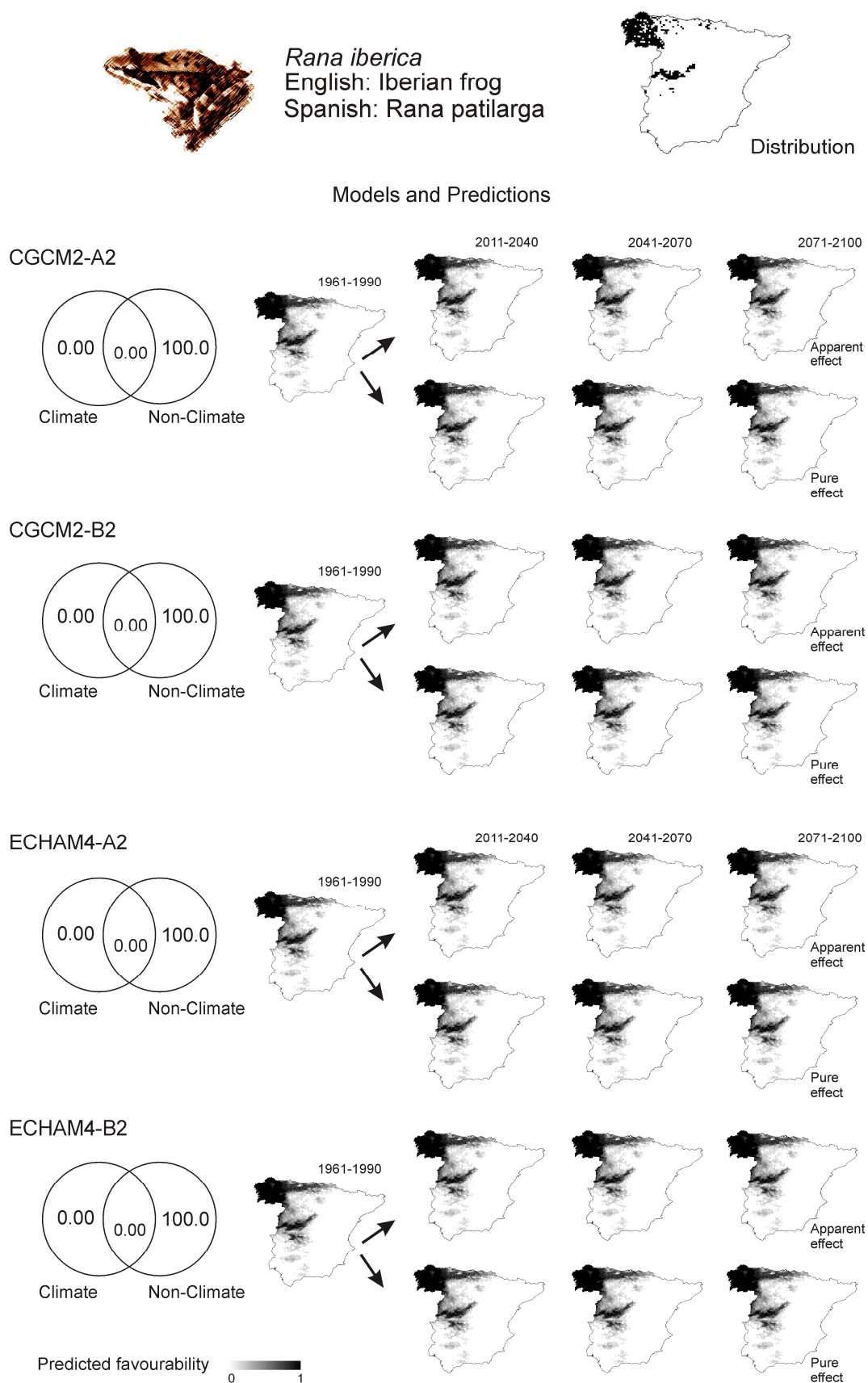
Apéndice 3.3 (cont.). Modelos de favorabilidad consensuada según la ambigüedad en la taxonomía y distribución de la incertidumbre taxonómica / Taxonomic consensual favourability models and taxonomic uncertainty in distribution forecasts.

Calotriton asper-0/ C. asper/ C. arnoldi

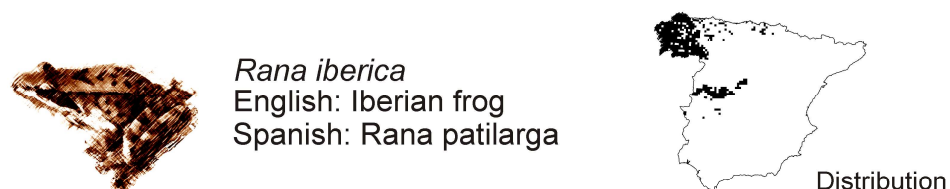
Uncertainty in distribution forecasts



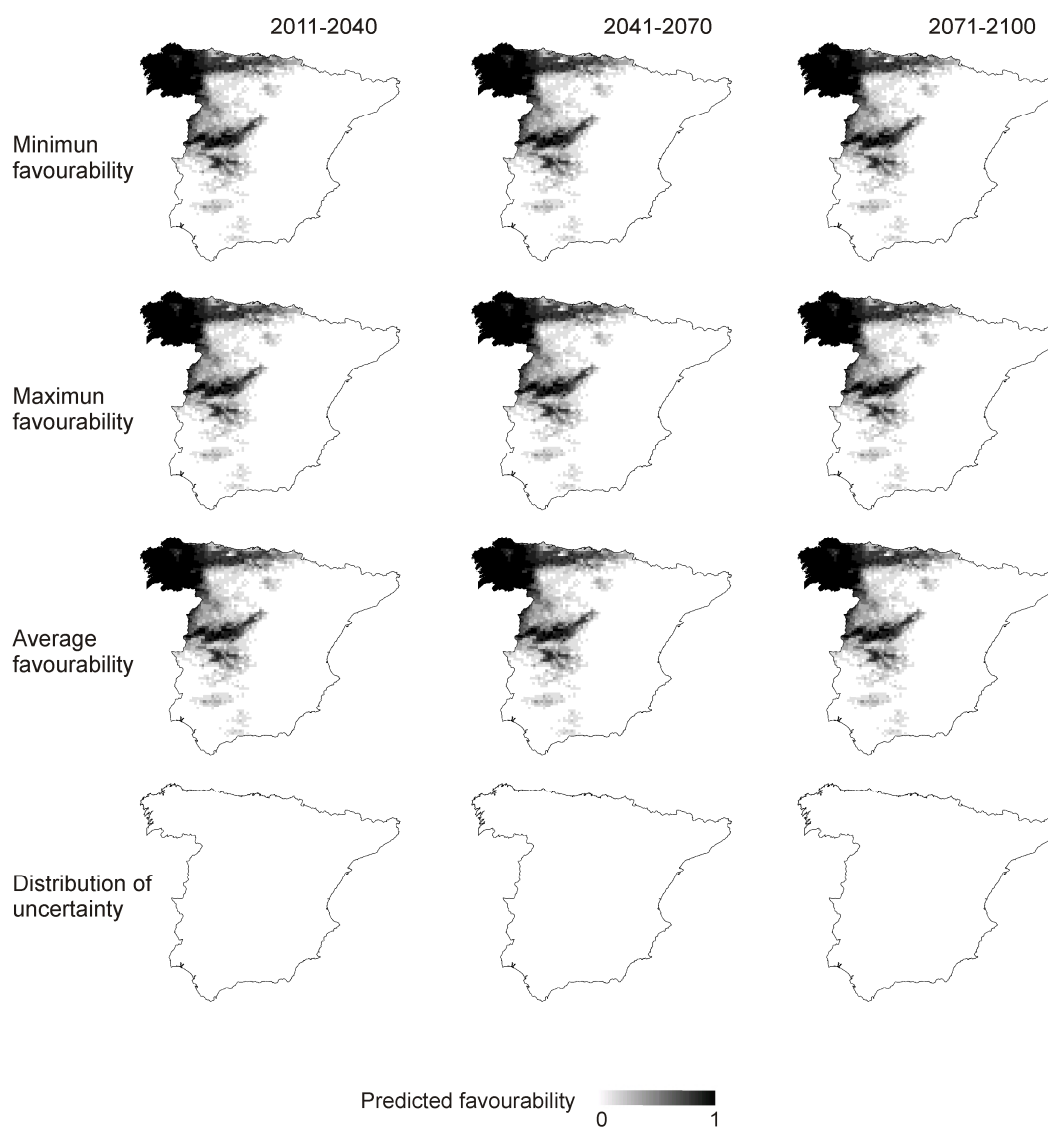
Apéndice 3.4. Partición de la variación y predicciones / Variation partitioning and predictions.



Apéndice 3.4 (cont). Modelos de favorabilidad consensuada y distribución de la incertidumbre / Consensual favourability models and uncertainty in distribution forecasts.



Uncertainty in distribution forecasts



Apéndice 3.5. Partición de la variación y predicciones / Variation partitioning and predictions.



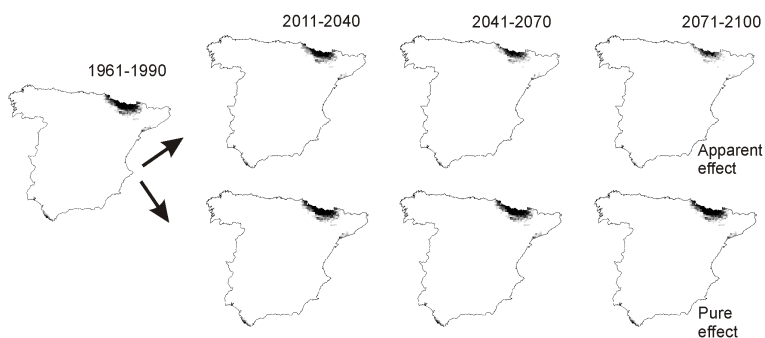
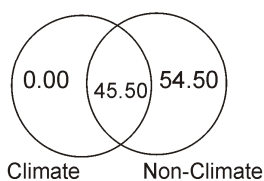
Rana pyrenaica
English: Pyrenean frog
Spanish: Rana pirenaica



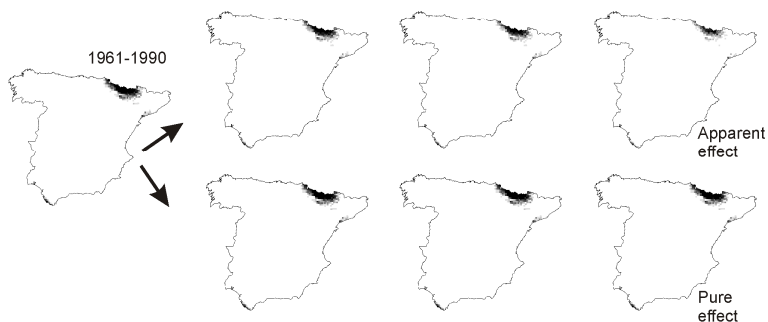
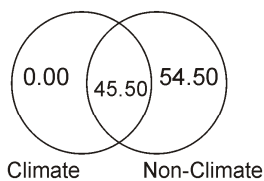
Distribution

Models and Predictions

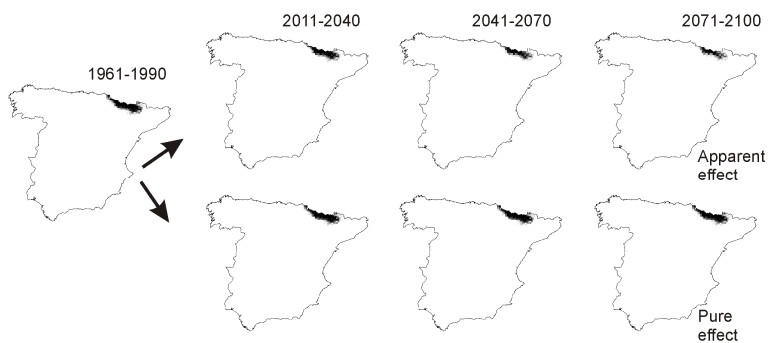
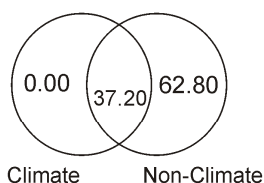
CGCM2-A2



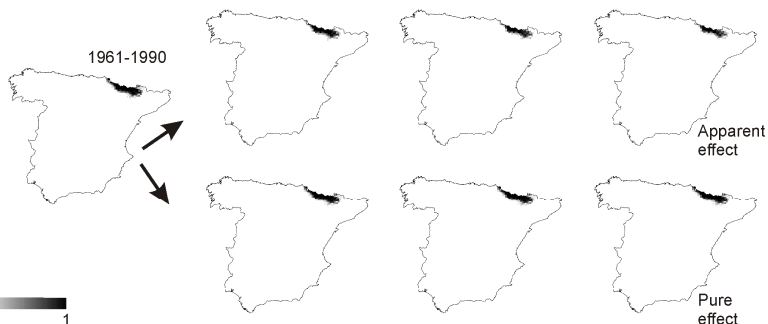
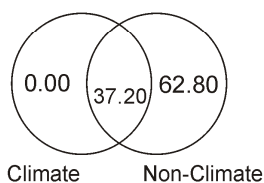
CGCM2-B2



ECHAM4-A2



ECHAM4-B2



Predicted favourability 0 1

Apéndice 3.5 (cont.). Modelos de favorabilidad consensuada y distribución de la incertidumbre / Consensual favourability models and uncertainty in distribution forecasts.

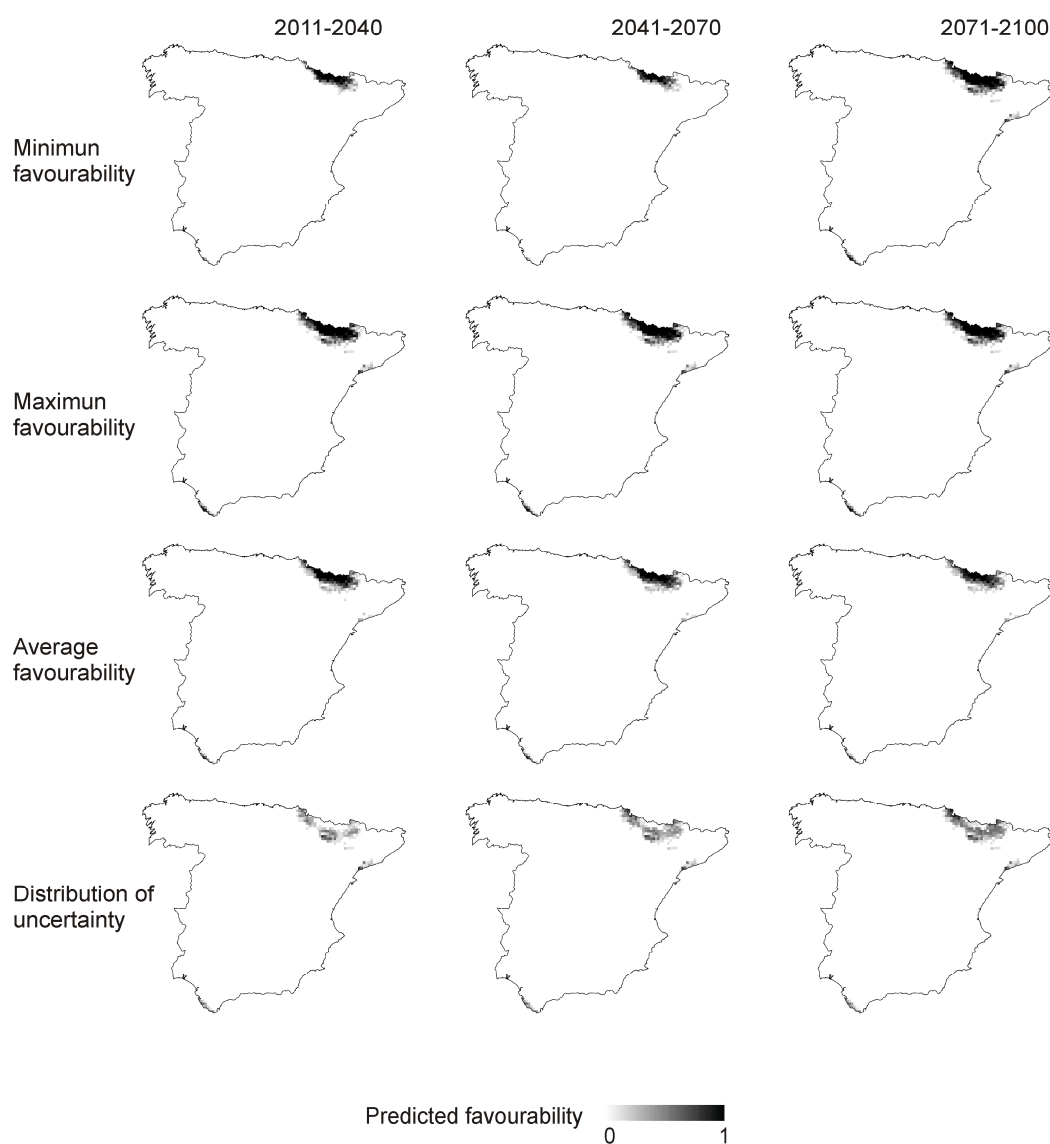


Rana pyrenaica
English: Pyrenean frog
Spanish: Rana pirenaica

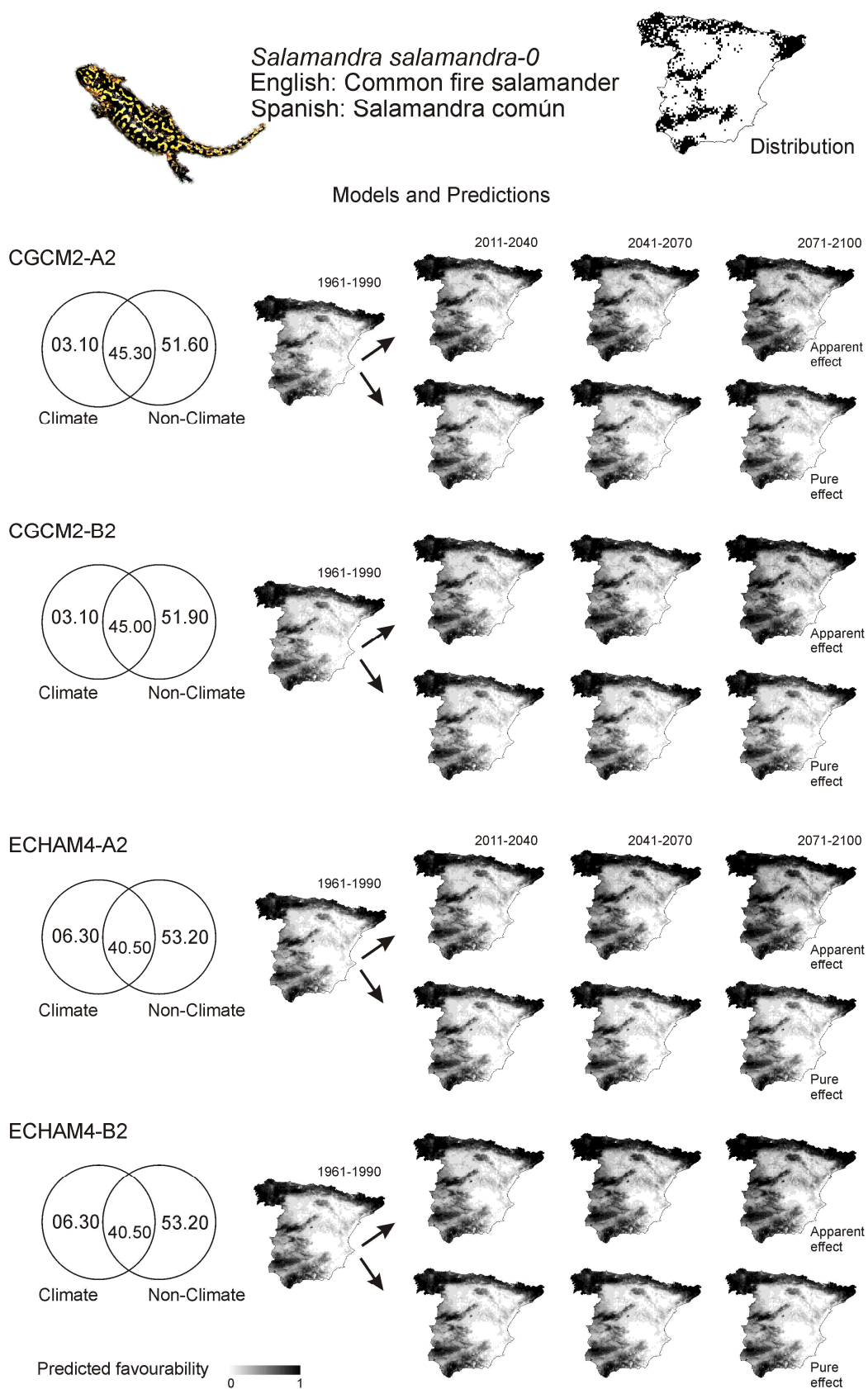


Distribution

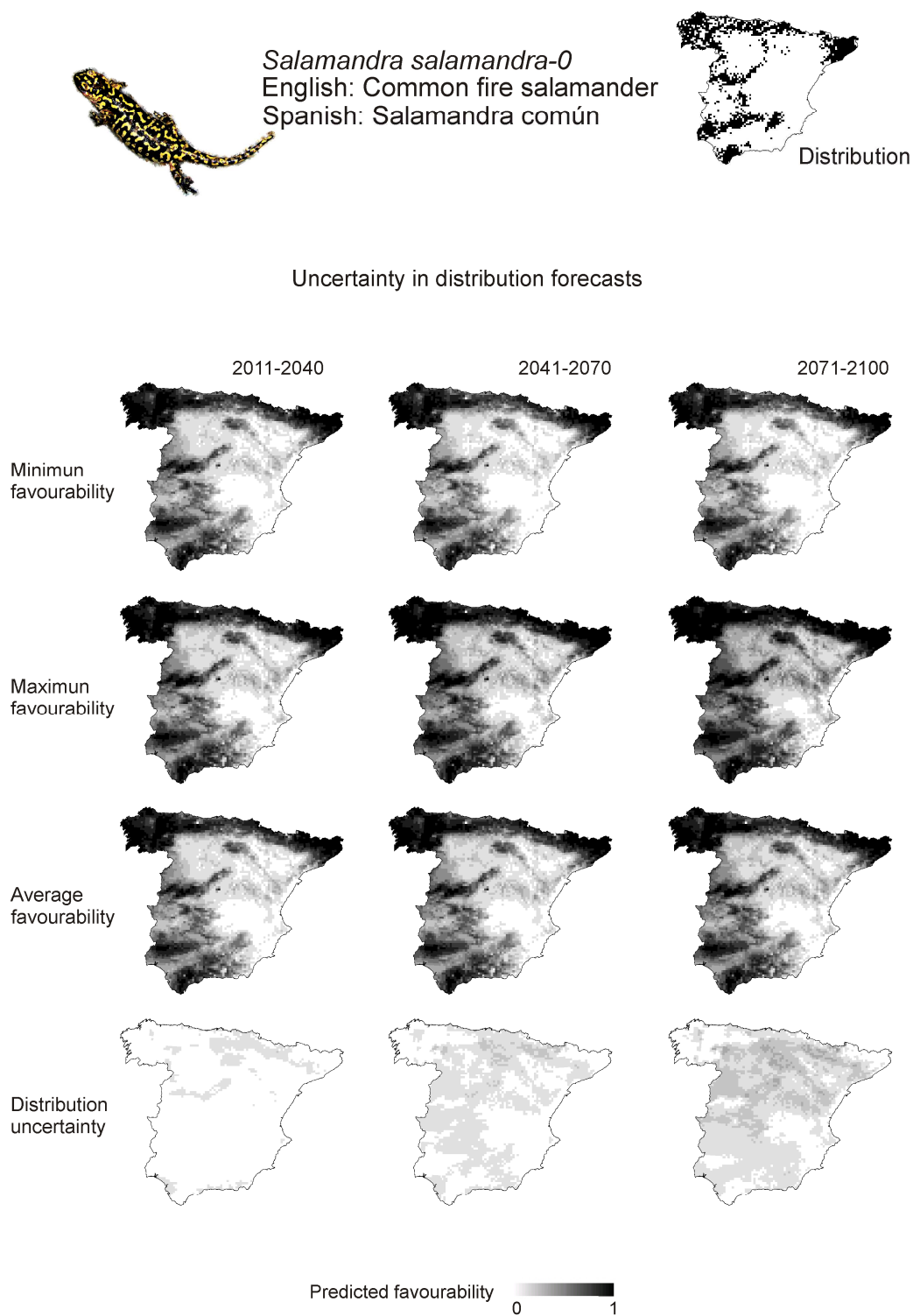
Uncertainty in distribution forecasts



Apéndice 3.6. Partición de la variación y predicciones / Variation partitioning and predictions.



Apéndice 3.6 (cont.). Modelos de favorabilidad consensuada y distribución de la incertidumbre / Consensual favourability models and uncertainty in distribution forecasts.



Apéndice 3.6 (cont.). Partición de la variación y predicciones / Variation partitioning and predictions.



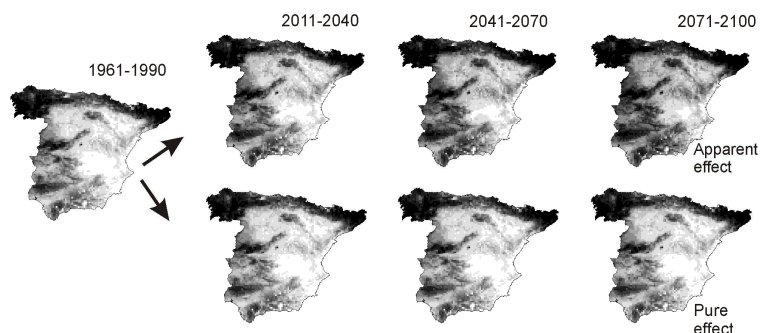
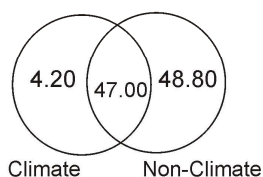
Salamandra salamandra
English: Common fire salamander
Spanish: Salamandra común



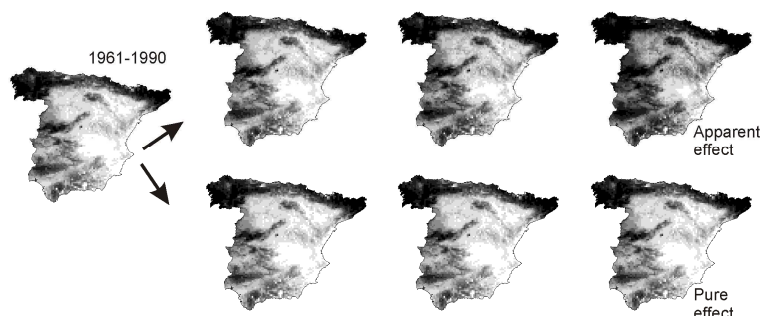
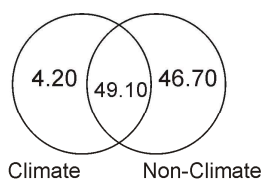
Distribution

Models and Predictions

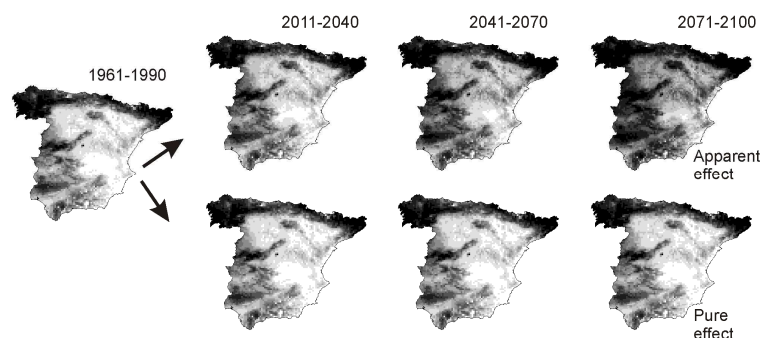
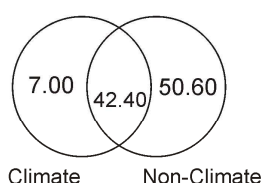
CGCM2-A2



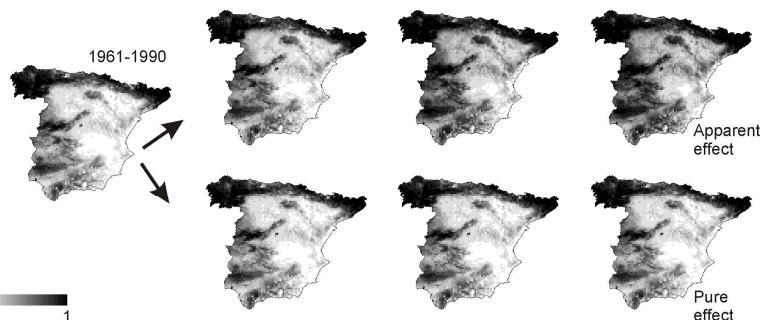
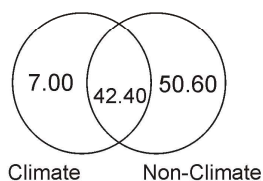
CGCM2-B2



ECHAM4-A2



ECHAM4-B2

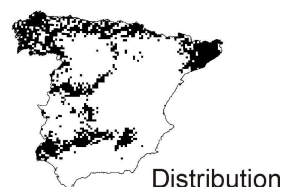


Predicted favourability 0 1

Apéndice 3.6 (cont.). Modelos de favorabilidad consensuada y distribución de la incertidumbre / Consensual favourability models and uncertainty in distribution forecasts.

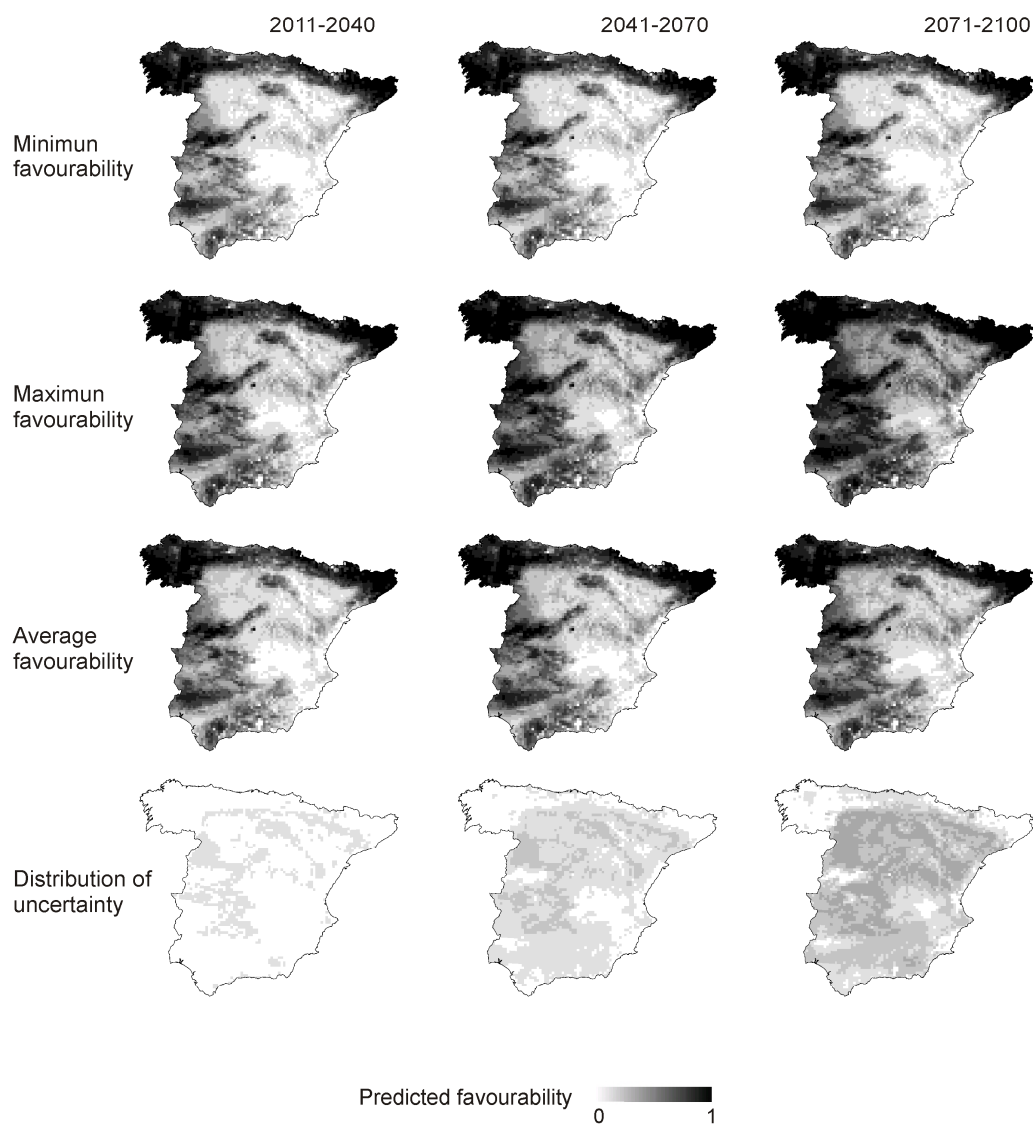


Salamandra salamandra
English: Common fire salamander
Spanish: Salamandra común



Distribution

Uncertainty in distribution forecasts



Apéndice 3.6 (cont.). Partición de la variación y predicciones / Variation partitioning and predictions.

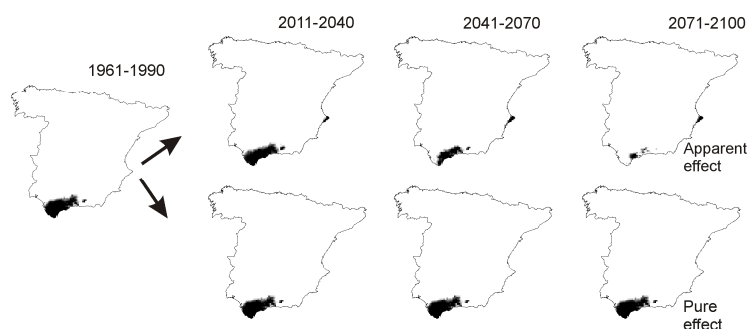
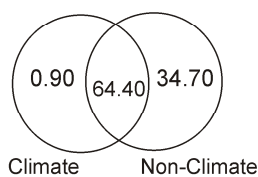


Salamandra longirostris
English: Los Barrios fire salamander
Spanish: Salamandra penibética

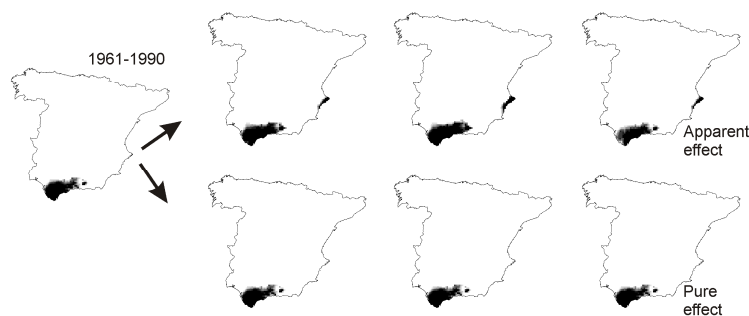
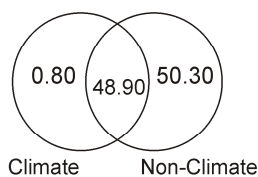


Models and Predictions

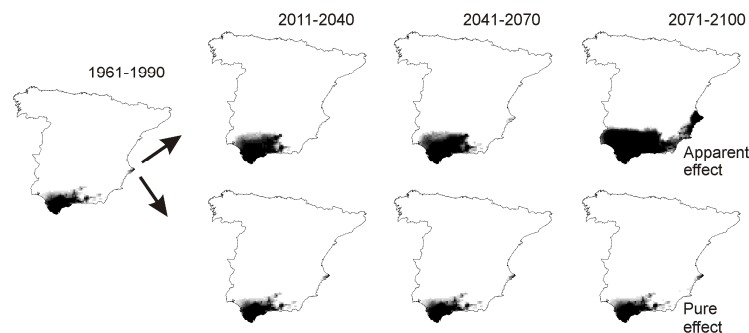
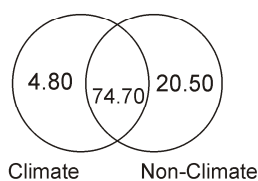
CGCM2-A2



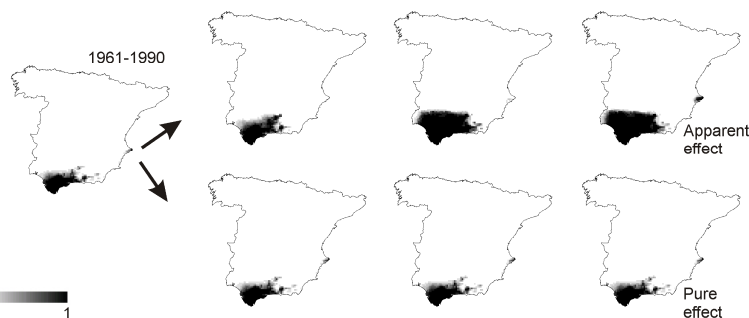
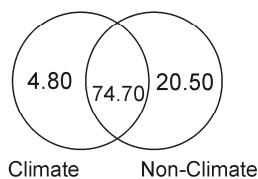
CGCM2-B2



ECHAM4-A2



ECHAM4-B2



Predicted favourability 0 1

Apéndice 3.6 (cont.). Modelos de favorabilidad consensuada y distribución de la incertidumbre / Consensual favourability models and uncertainty in distribution forecasts.



Salamandra longirostris
English: Los Barrios fire salamander
Spanish: Salamandra penibética



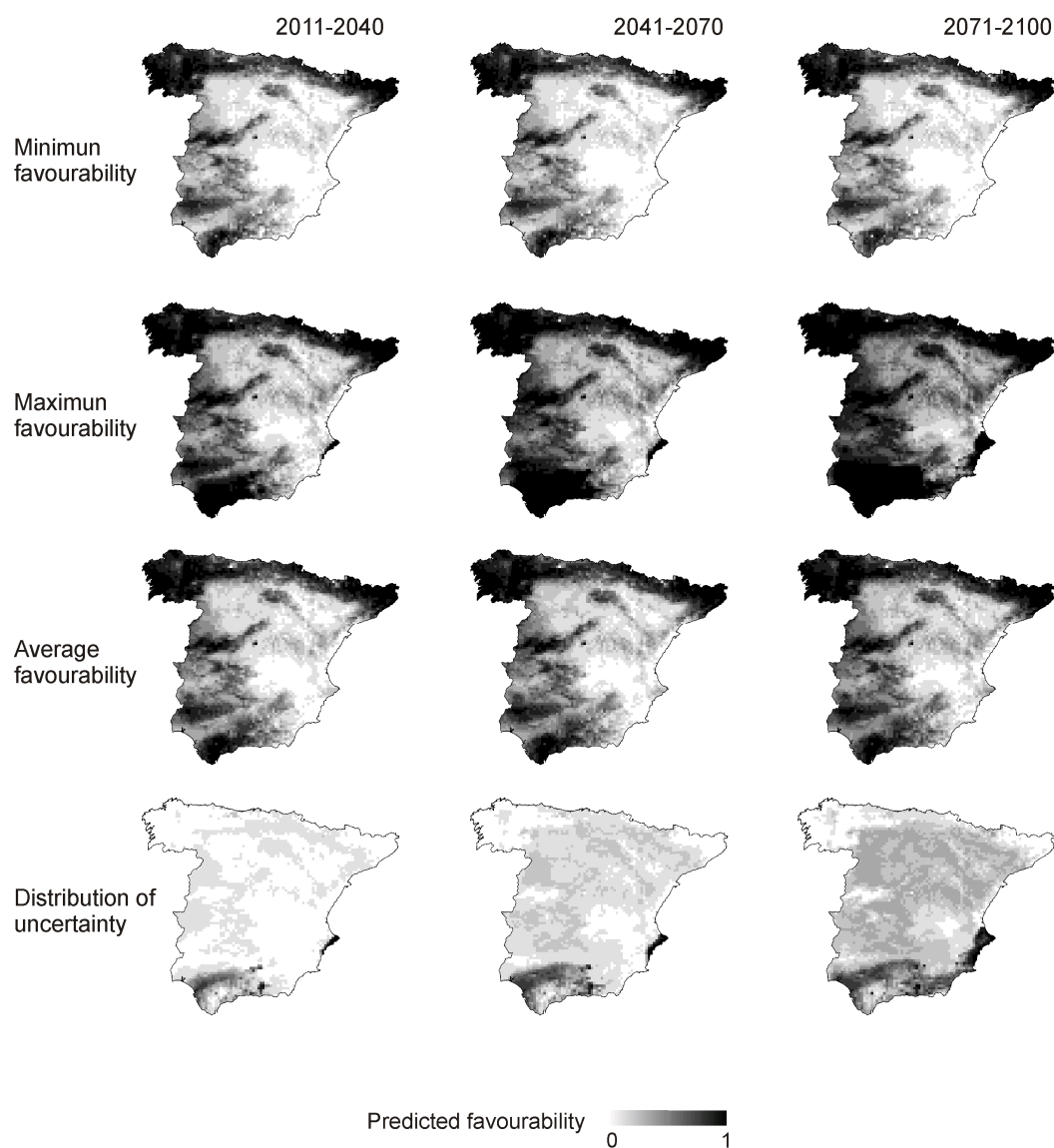
Uncertainty in distribution forecasts



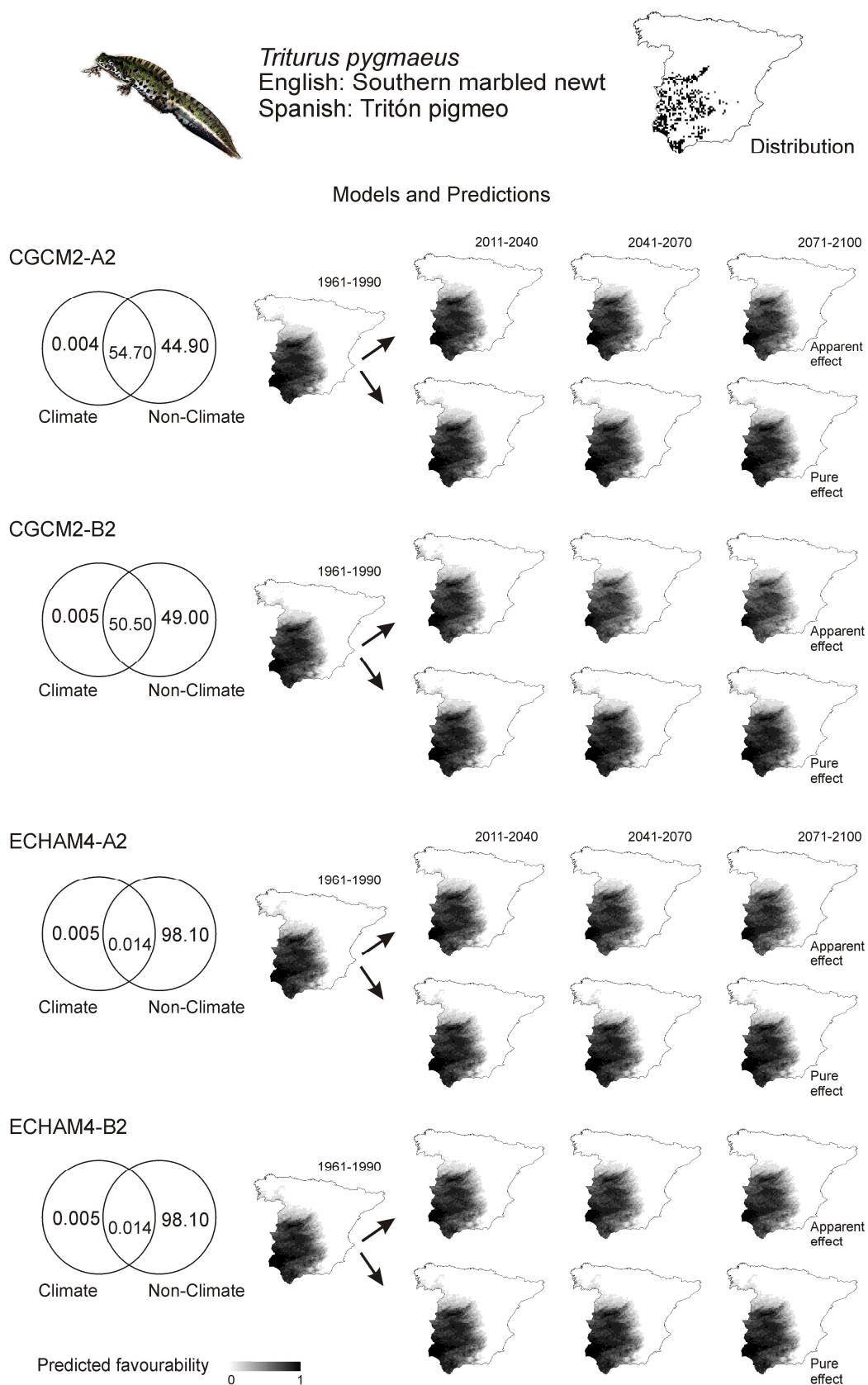
Apéndice 3.6 (cont.). Modelos de favorabilidad consensuada según la ambigüedad en la taxonomía y distribución de la incertidumbre taxonómica / Taxonomic consensual favourability models and taxonomic uncertainty in distribution forecasts.

Salamandra salamandra-0/ *S.salamandra*/ *S.longirostris*

Uncertainty in distribution forecasts



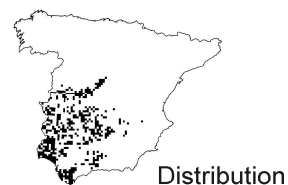
Apéndice 3.7. Partición de la variación y predicciones / Variation partitioning and predictions.



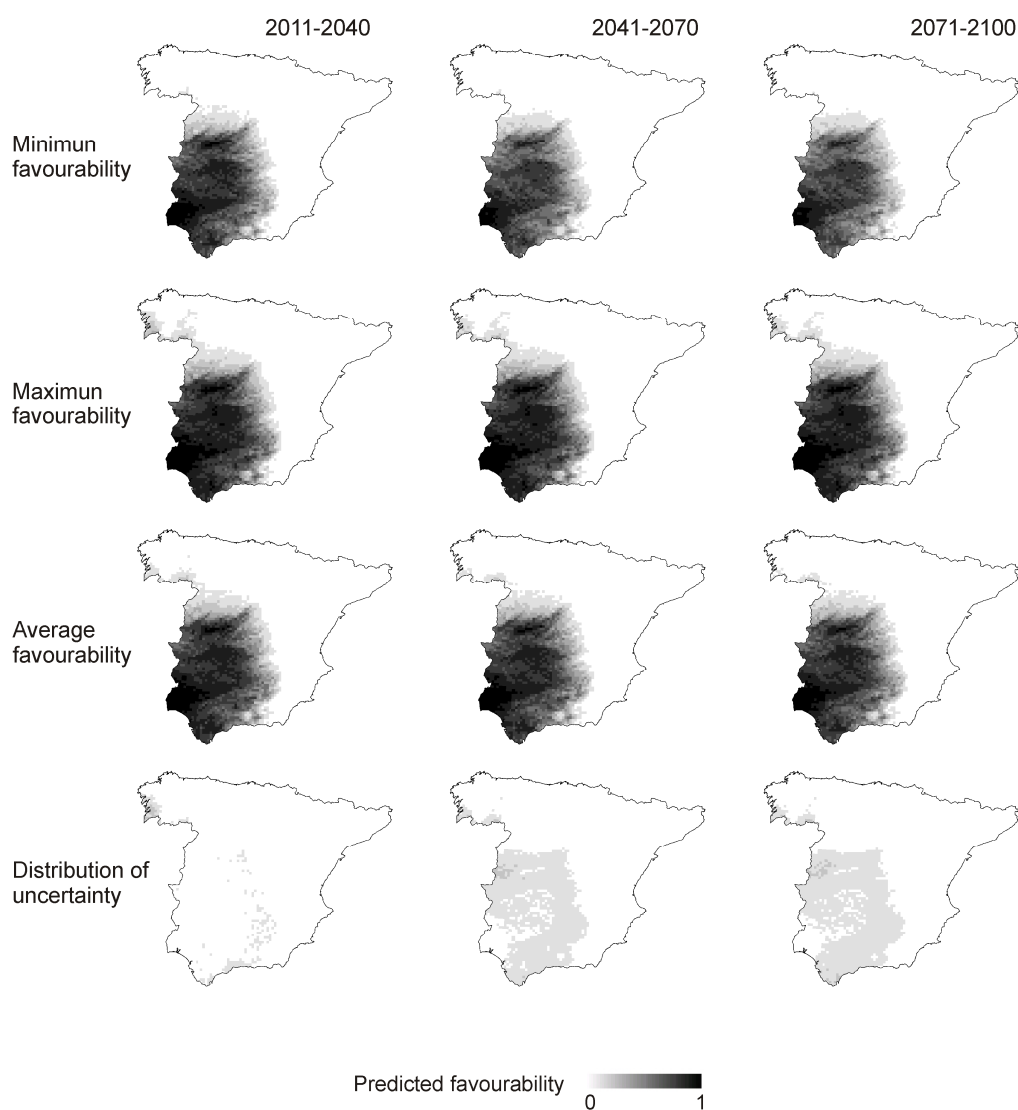
Apéndice 3.7 (cont.). Modelos de favorabilidad consensuada y distribución de la incertidumbre / Consensual favourability models and uncertainty in distribution forecasts.



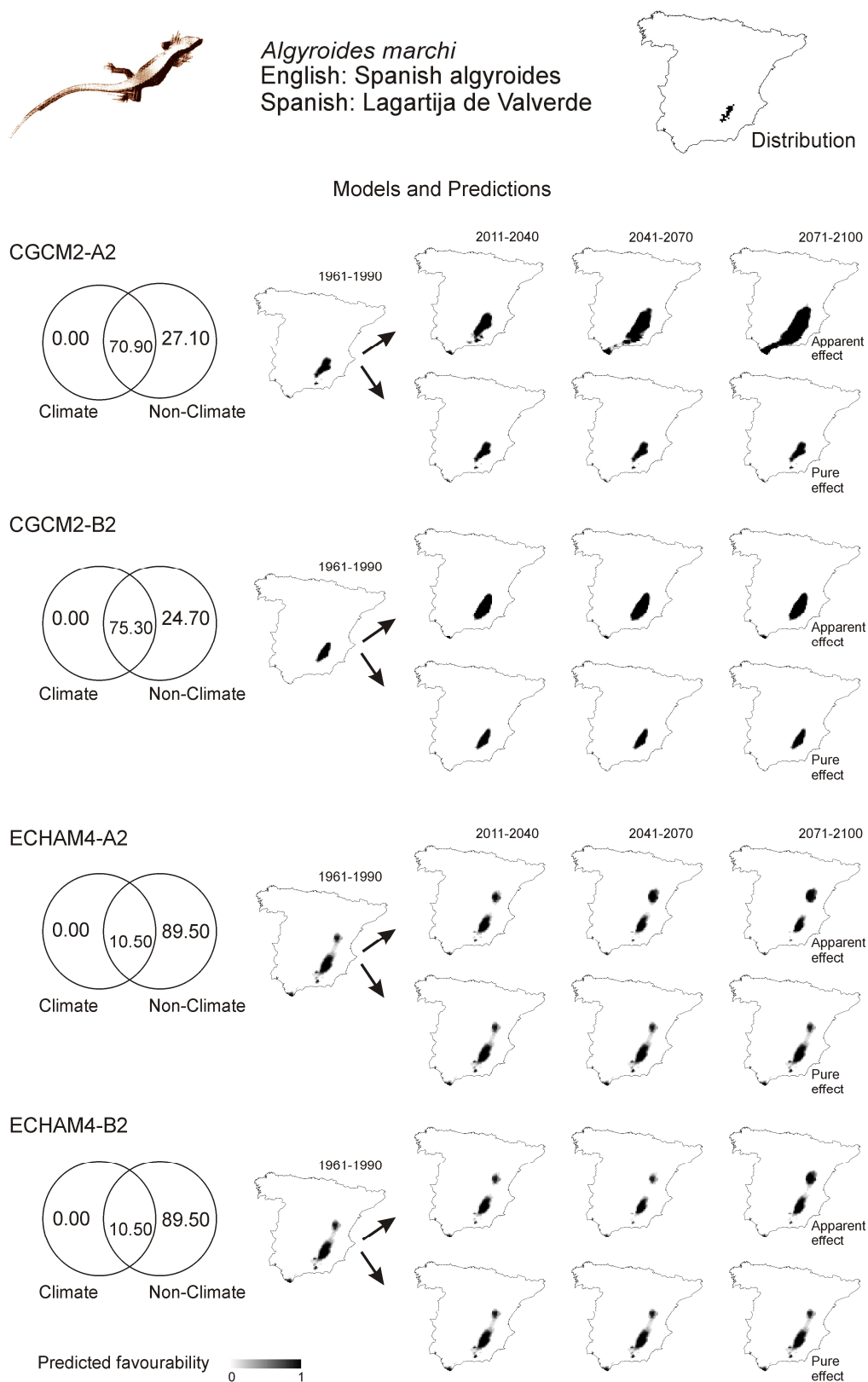
Triturus pygmaeus
English: Southern marbled newt
Spanish: Tritón pigmeo



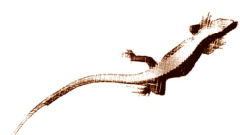
Uncertainty in distribution forecasts



Apéndice 3.8. Partición de la variación y predicciones / Variation partitioning and predictions.



Apéndice 3.8 (cont.). Modelos de favorabilidad consensuada y distribución de la incertidumbre / Consensual favourability models and uncertainty in distribution forecasts.

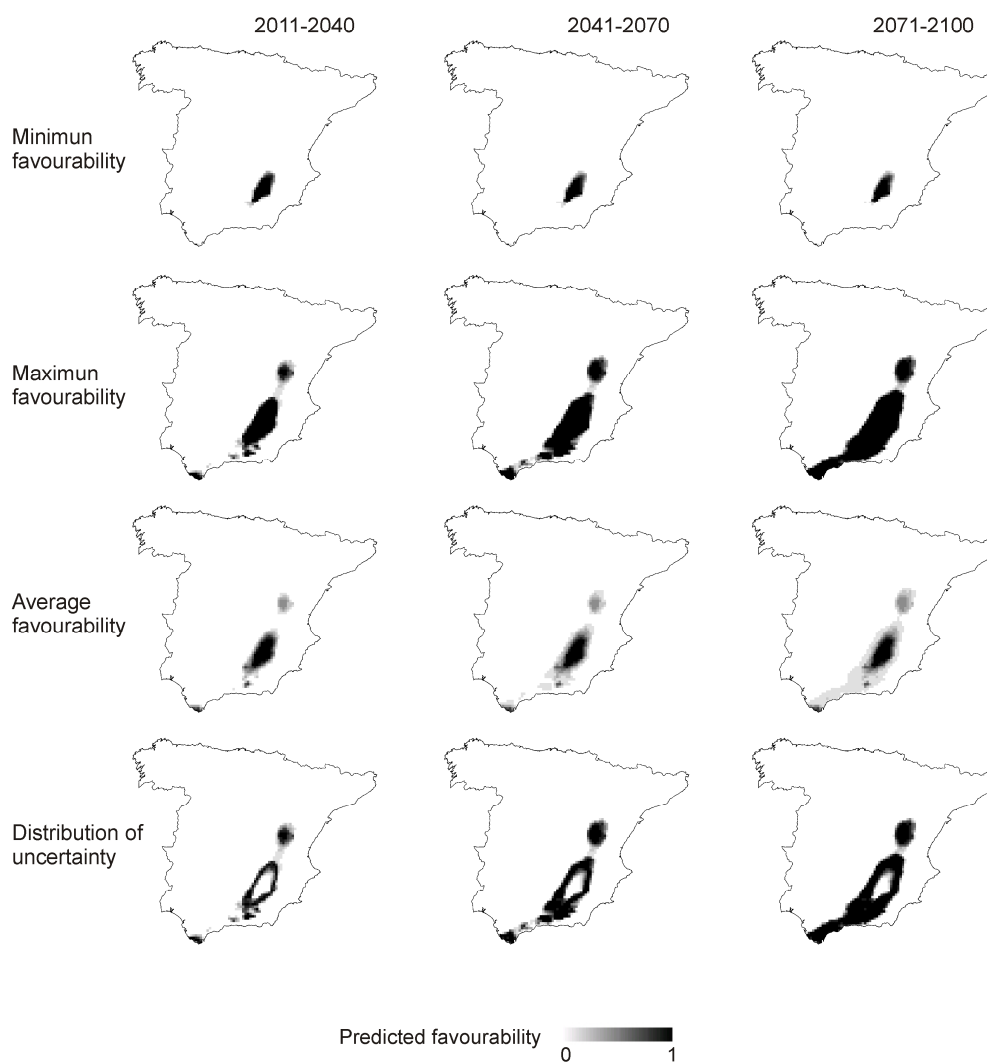


Algyroides marchi
English: Spanish algyroides
Spanish: Lagartija de Valverde

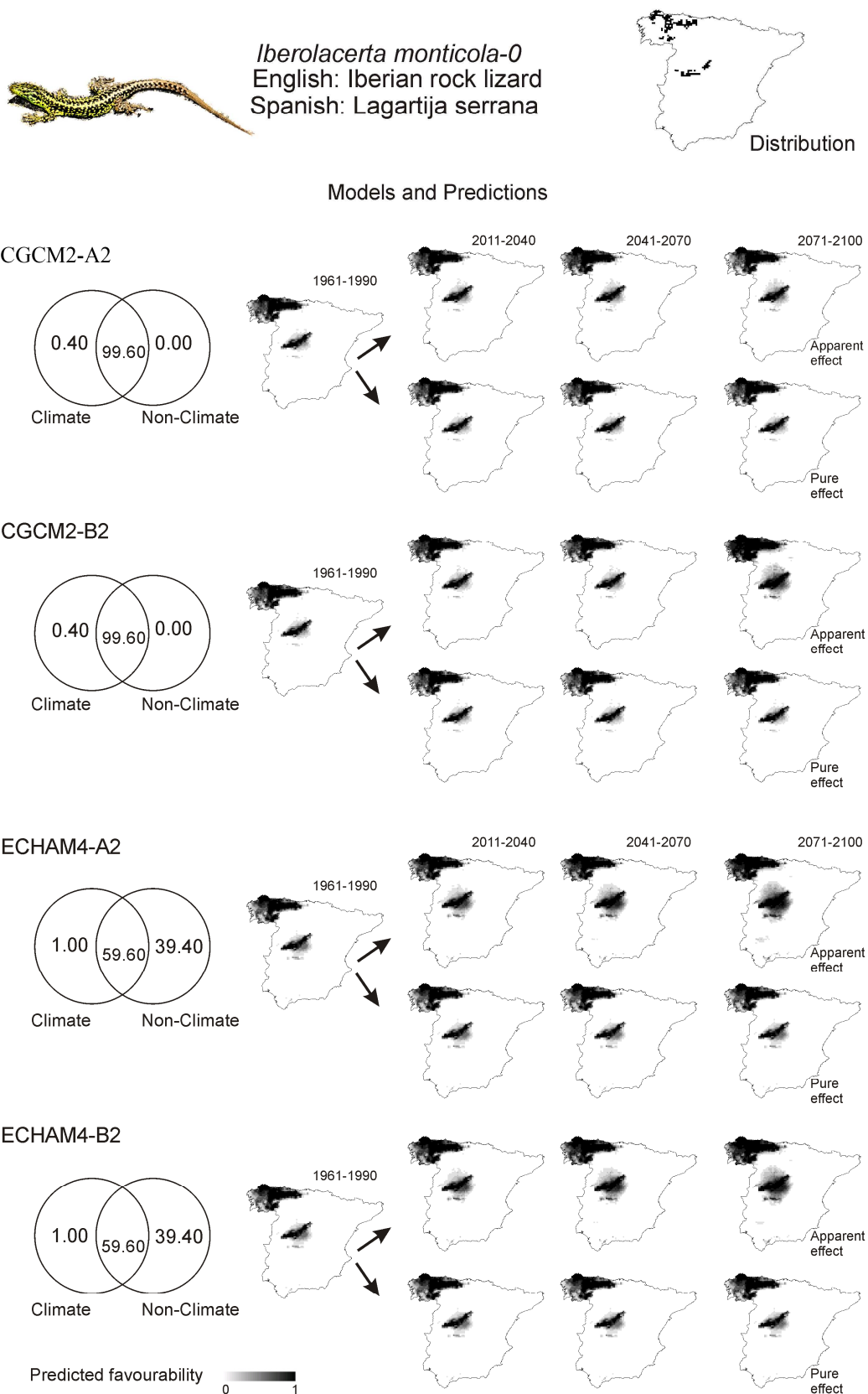


Distribution

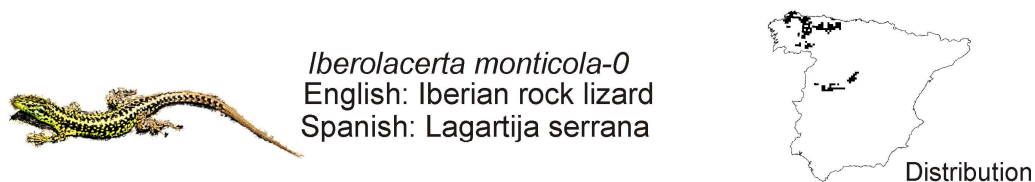
Uncertainty in distribution forecasts



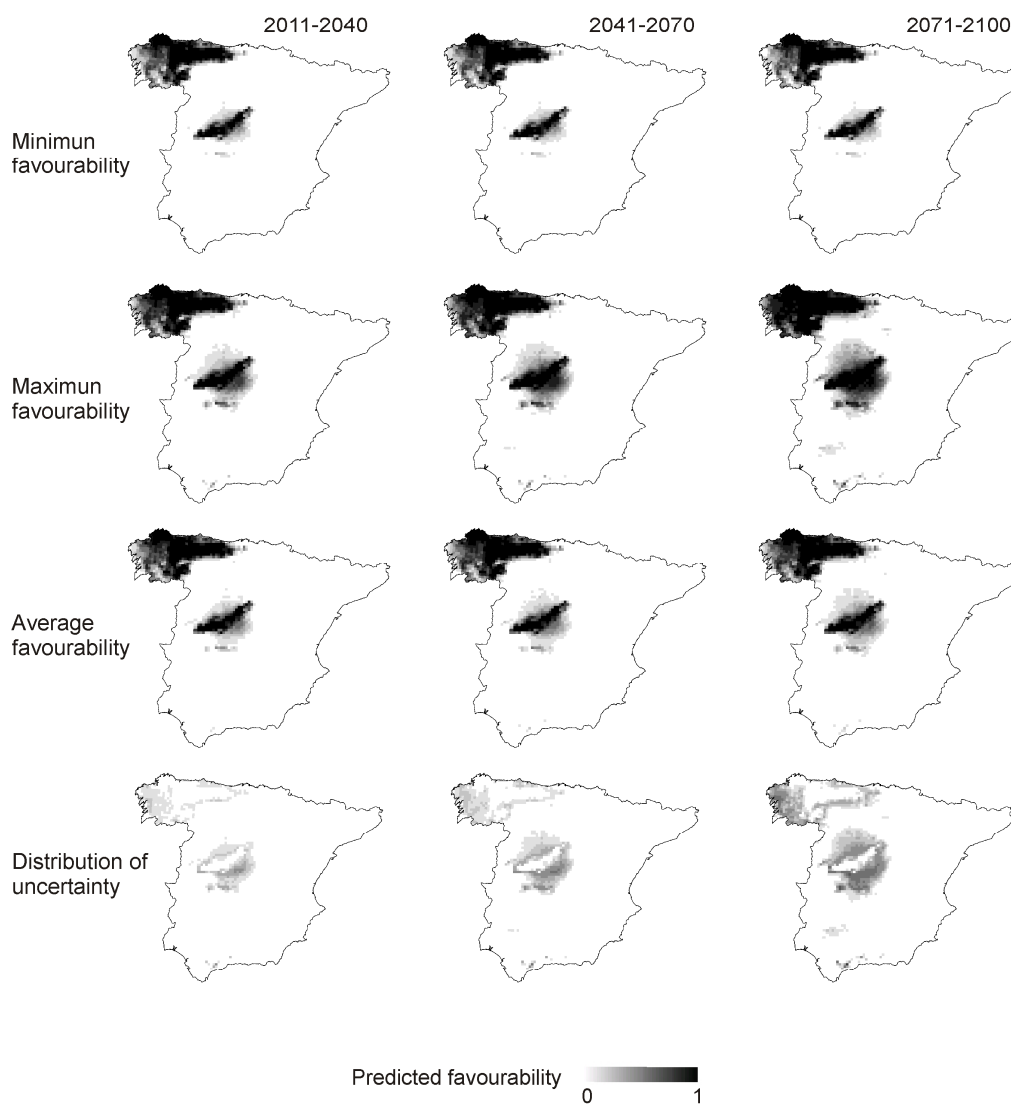
Apéndice 3.9. Partición de la variación y predicciones / Variation partitioning and predictions.



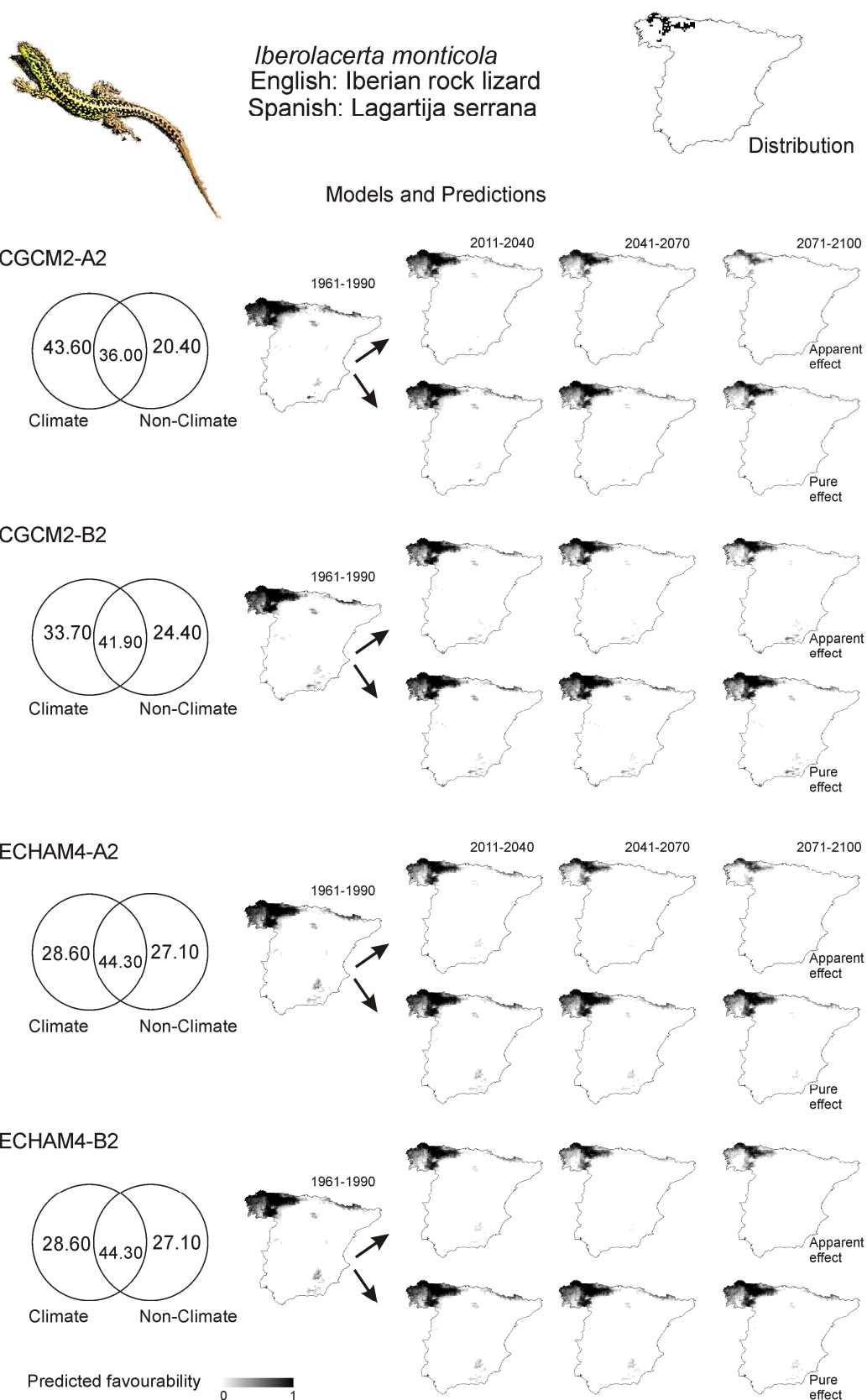
Apéndice 3.9 (cont.). Modelos de favorabilidad consensuada y distribución de la incertidumbre / Consensual favourability models and uncertainty in distribution forecasts.



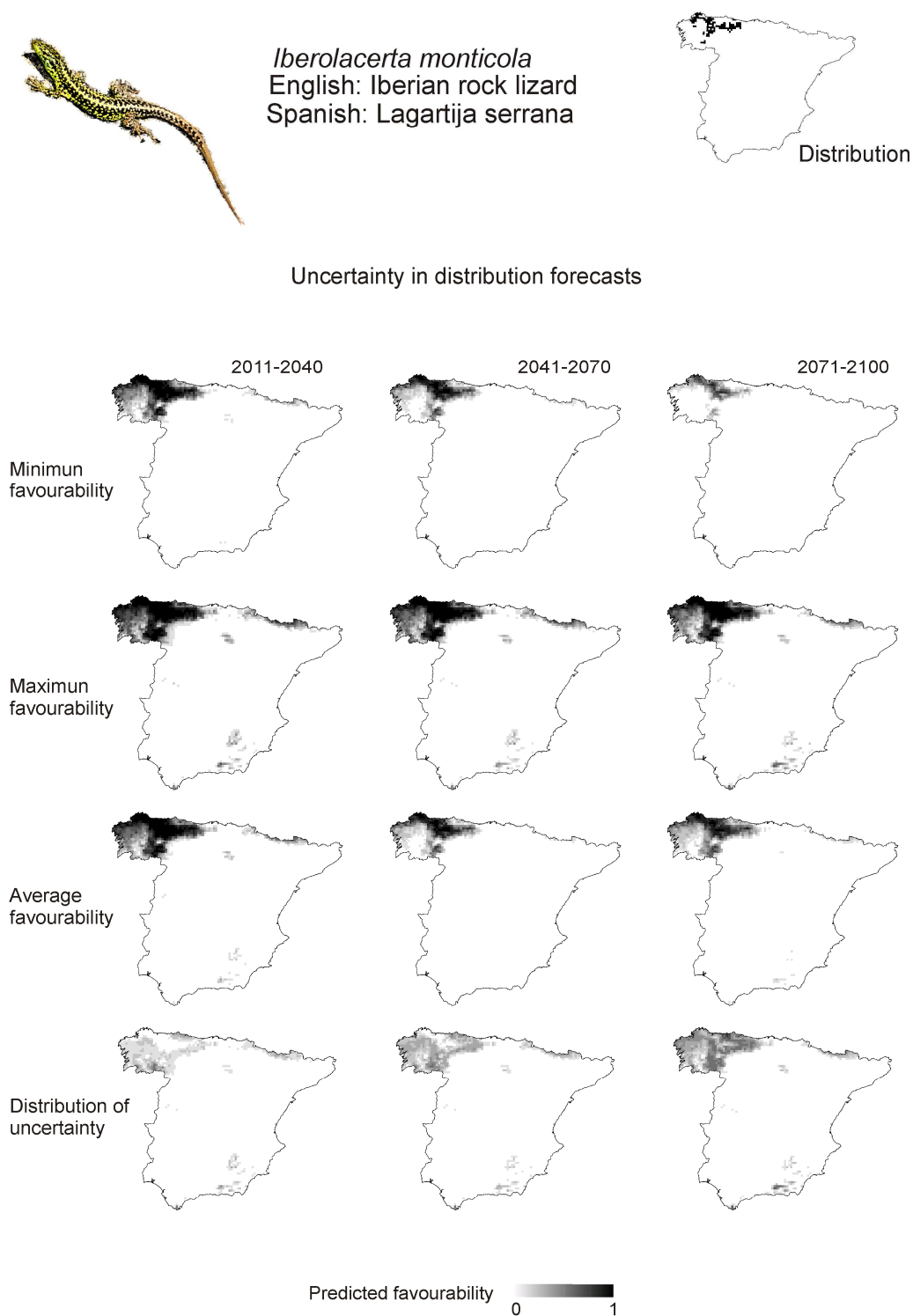
Uncertainty in distribution forecasts



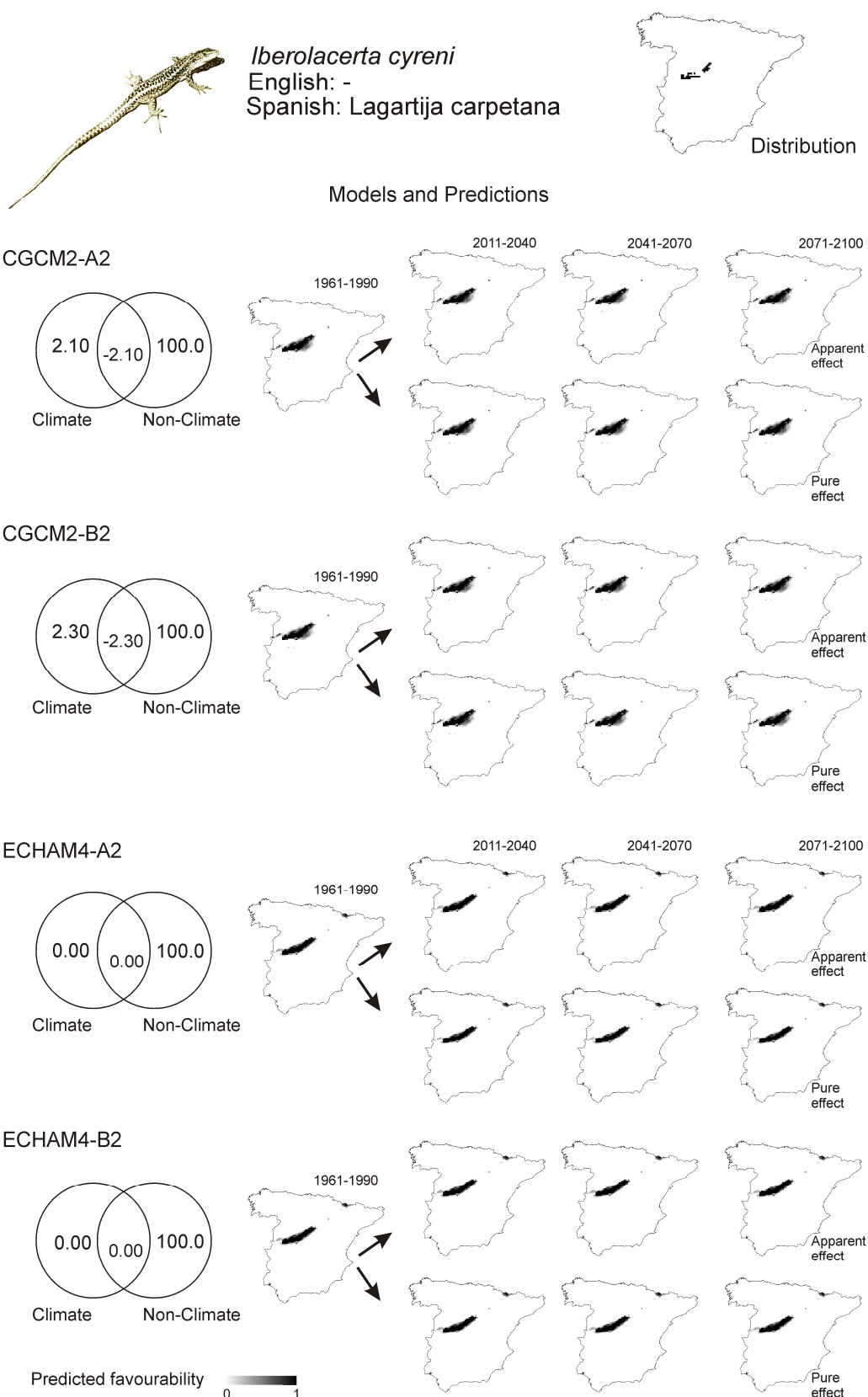
Apéndice 3.9 (cont.). Partición de la variación y predicciones / Variation partitioning and predictions.



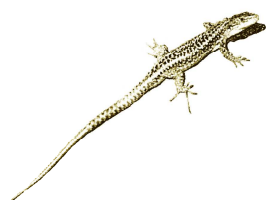
Apéndice 3.9 (cont.). Modelos de favorabilidad consensuada y distribución de la incertidumbre / Consensual favourability models and uncertainty in distribution forecasts.



Apéndice 3.9 (cont.). Partición de la variación y predicciones / Variation partitioning and predictions.



Apéndice 3.9 (cont.). Modelos de favorabilidad consensuada y distribución de la incertidumbre / Consensual favourability models and uncertainty in distribution forecasts.

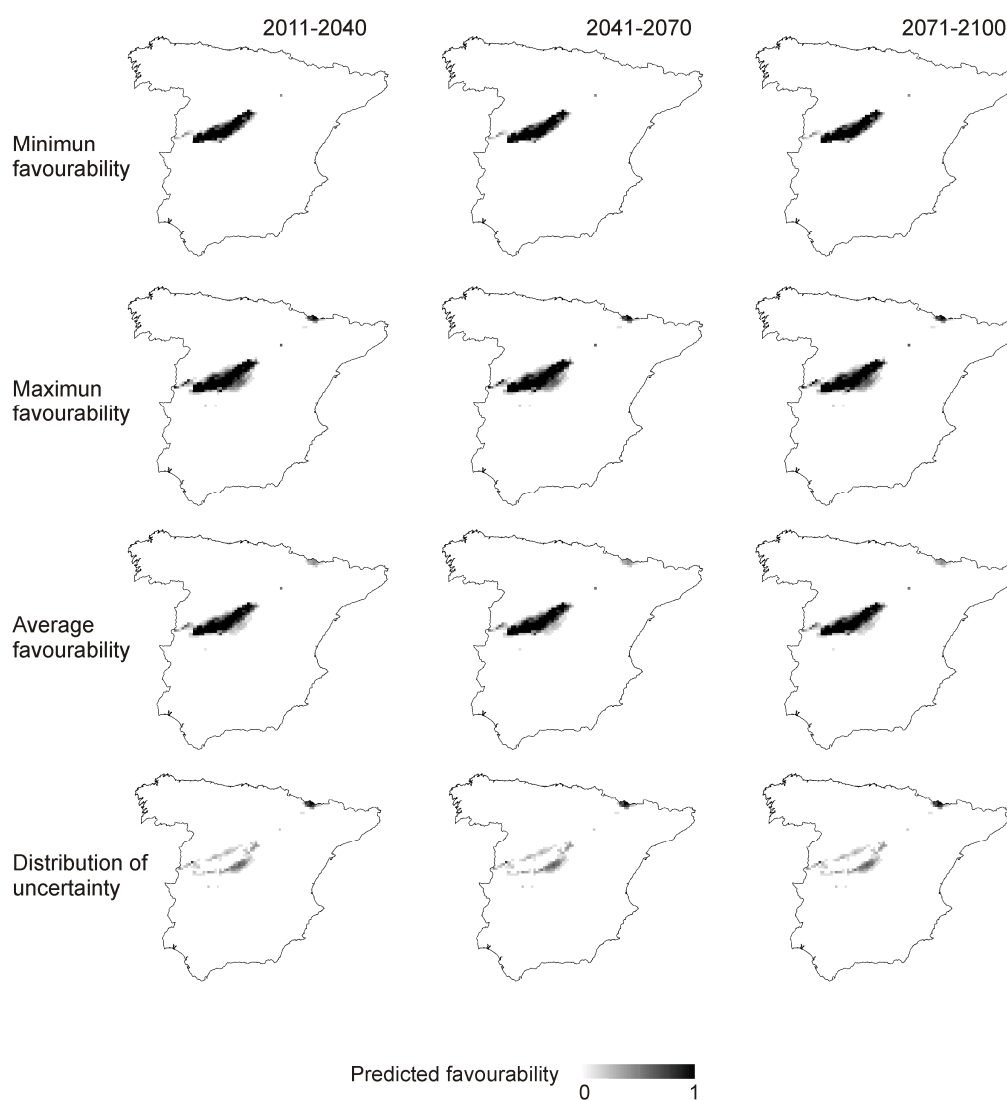


Iberolacerta cyreni
English: -
Spanish: Lagartija carpetana



ution

Uncertainty in distribution forecasts



Apéndice 3.9 (cont.). Partición de la variación y predicciones / Variation partitioning and predictions.



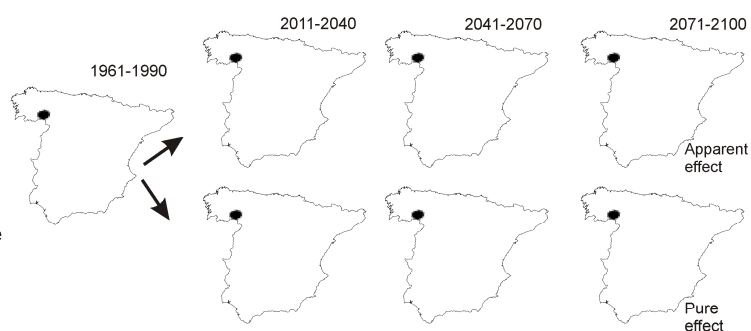
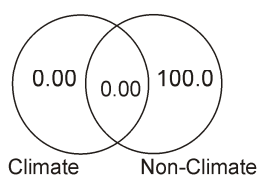
Iberolacerta galani
English: -
Spanish: Lagartija leonesa



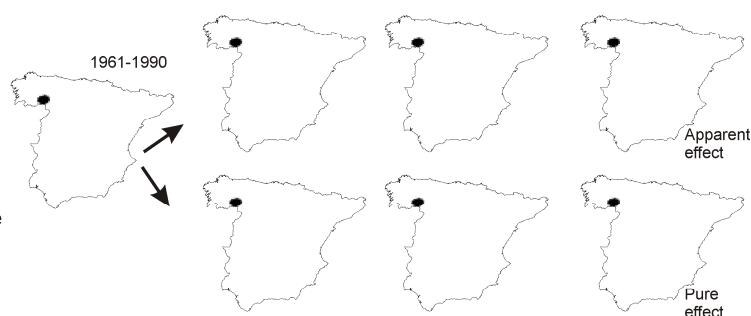
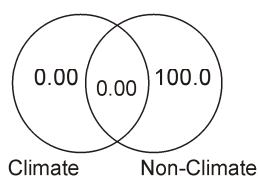
Distribution

Models and Predictions

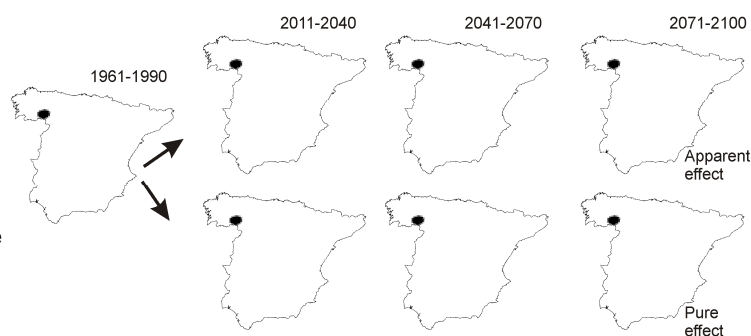
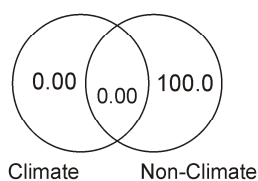
CGCM2-A2



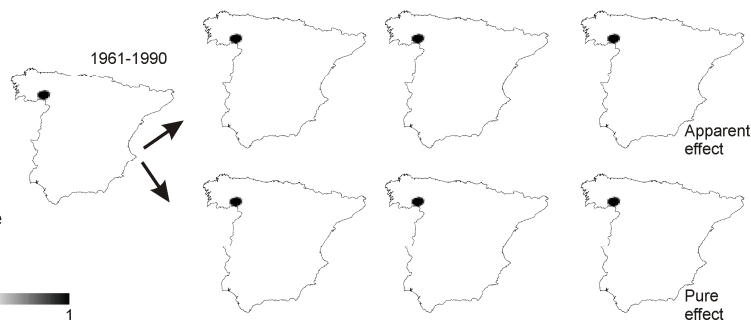
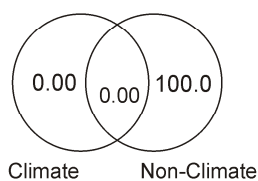
CGCM2-B2



ECHAM4-A2

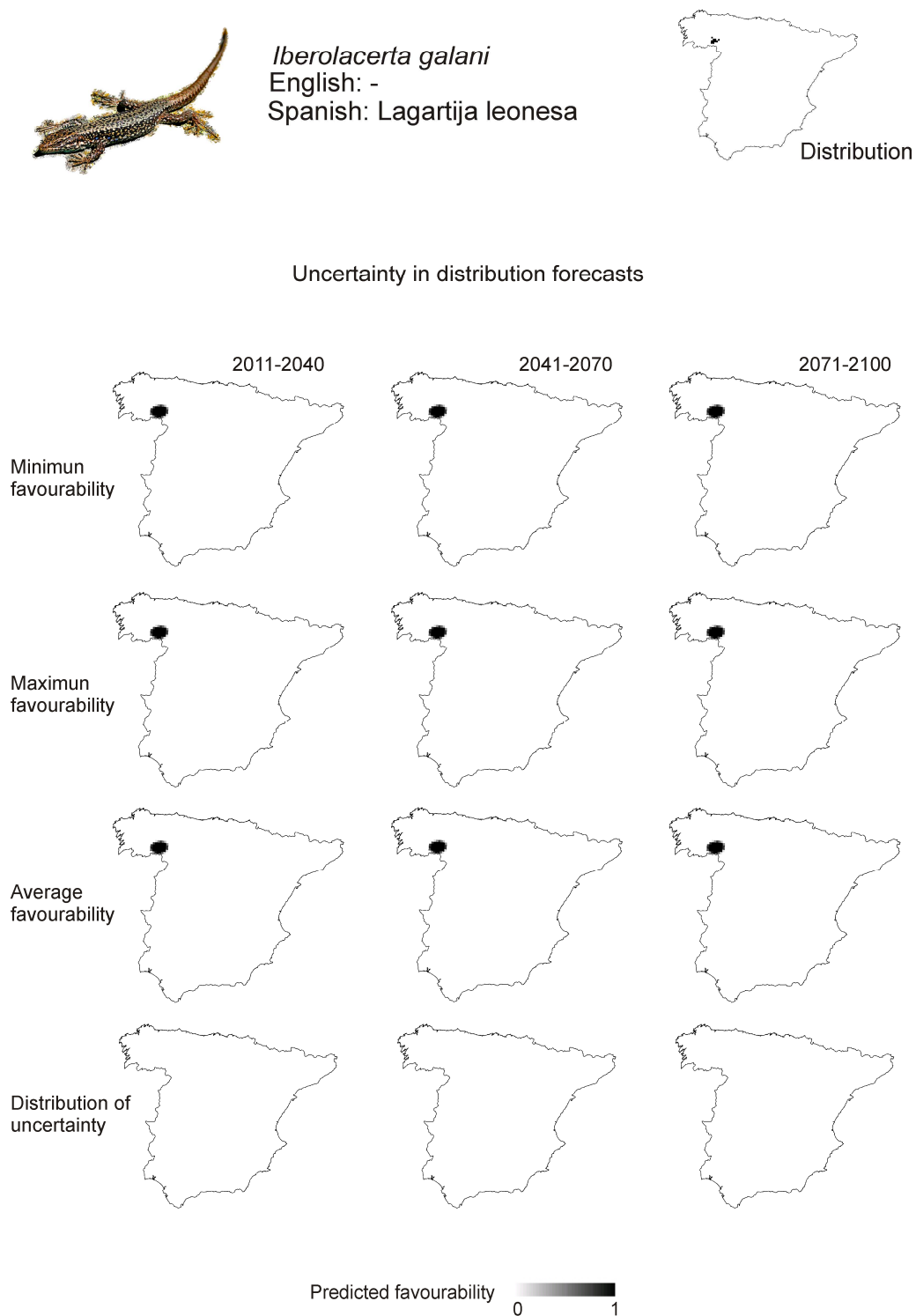


ECHAM4-B2



Predicted favourability 0 1

Apéndice 3.9 (cont.). Modelos de favorabilidad consensuada y distribución de la incertidumbre / Consensual favourability models and uncertainty in distribution forecasts.



Apéndice 3.9 (cont.). Partición de la variación y predicciones / Variation partitioning and predictions.



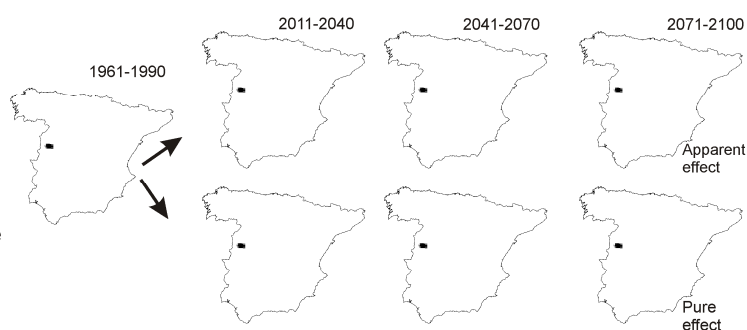
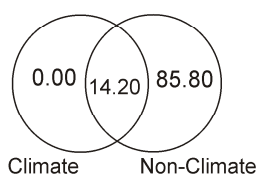
Iberolacerta matinezricai
English: -
Spanish: Lagartija batueca



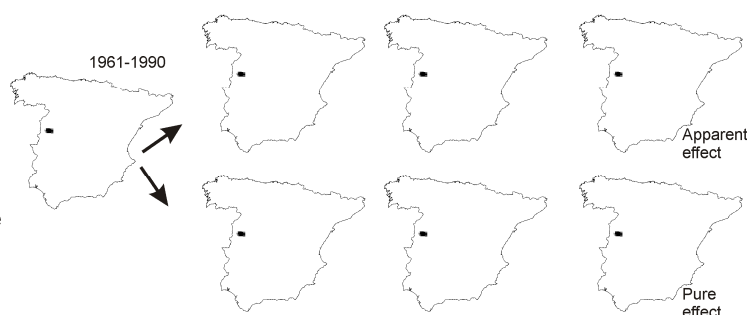
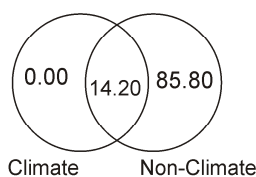
Distribution

Models and Predictions

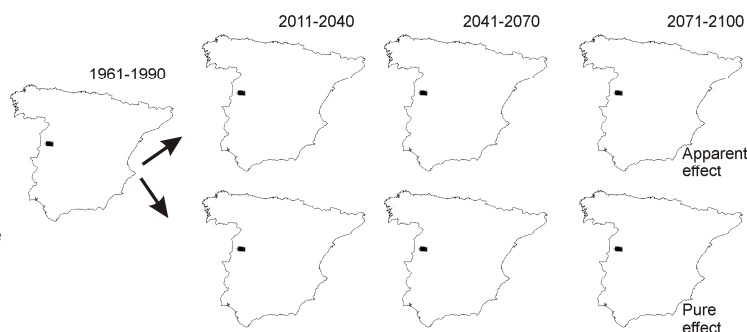
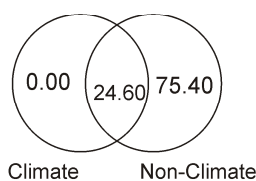
CGCM2-A2



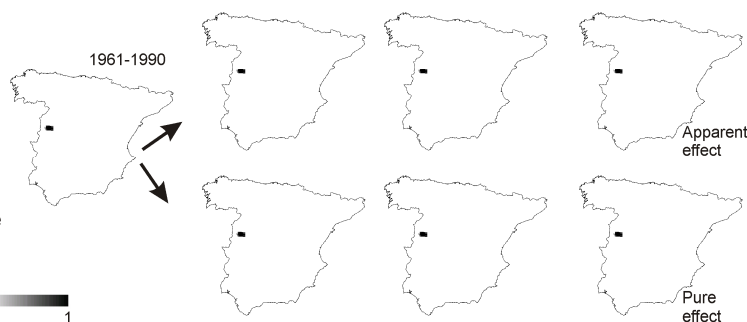
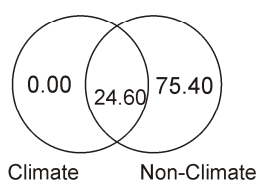
CGCM2-B2



ECHAM4-A2

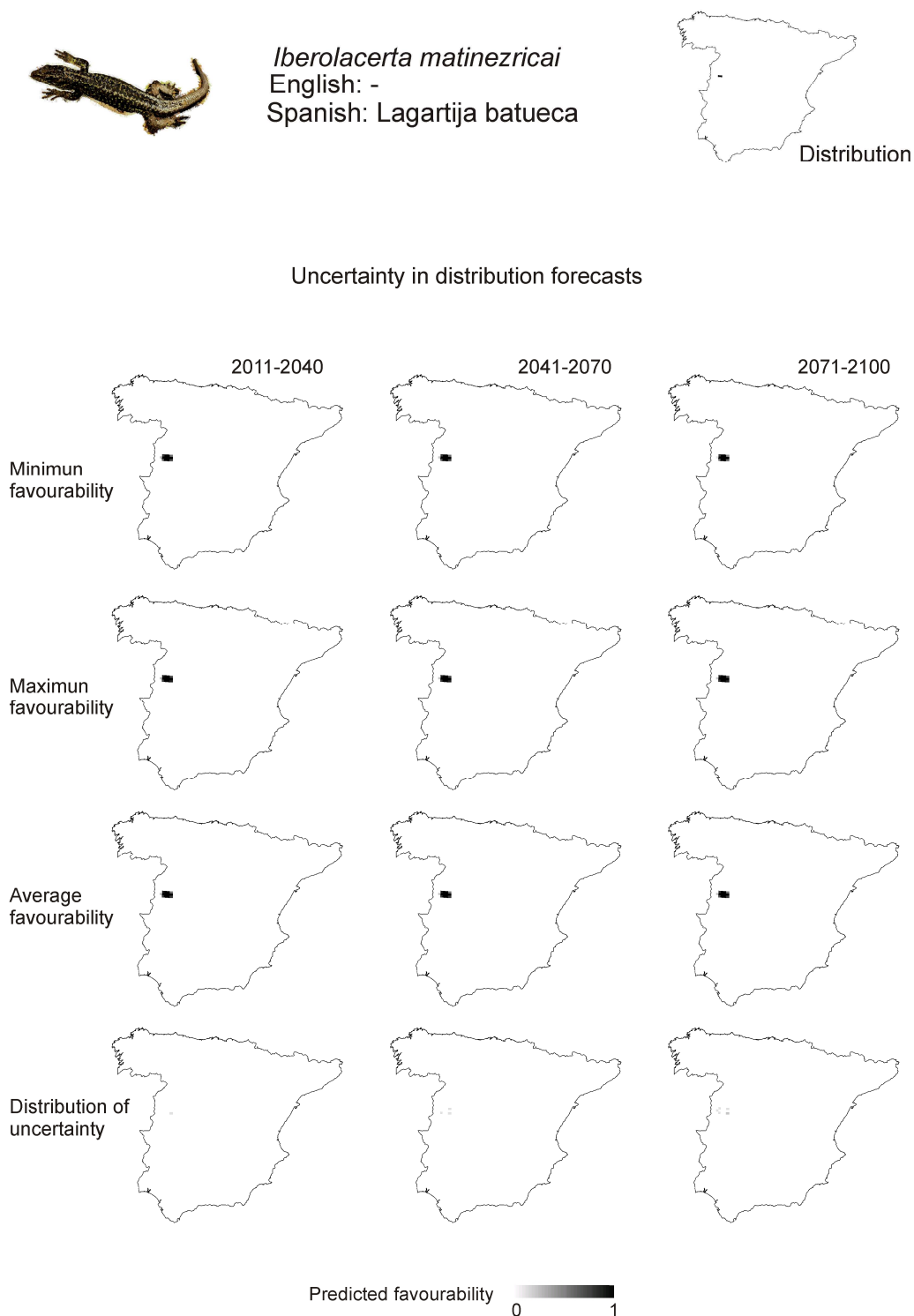


ECHAM4-B2



Predicted favourability 0 1

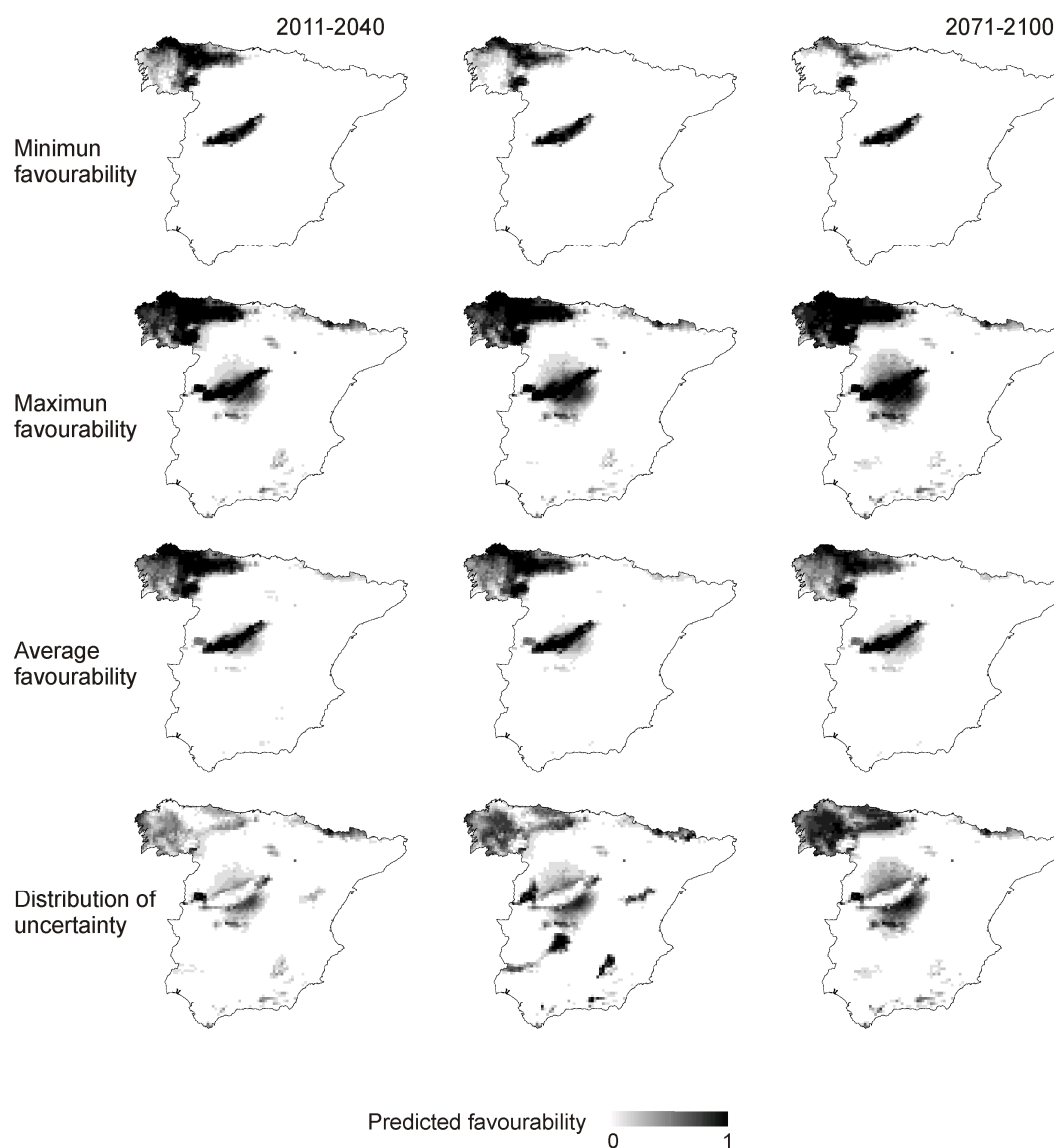
Apéndice 3.9 (cont.). Modelos de favorabilidad consensuada y distribución de la incertidumbre / Consensual favourability models and uncertainty in distribution forecasts.



Apéndice 3.9 (cont.). Modelos de favorabilidad consensuada según la ambigüedad en la taxonomía y distribución de la incertidumbre taxonómica / Taxonomic consensual favourability models and taxonomic uncertainty in distribution forecasts.

Iberolacerta monticola-0/ *I. monticola*/
I. cyreni/ *I. galani*/ *I. martinezricai*

Uncertainty in distribution forecasts



Apéndice 3.10. Partición de la variación y predicciones / Variation partitioning and predictions.



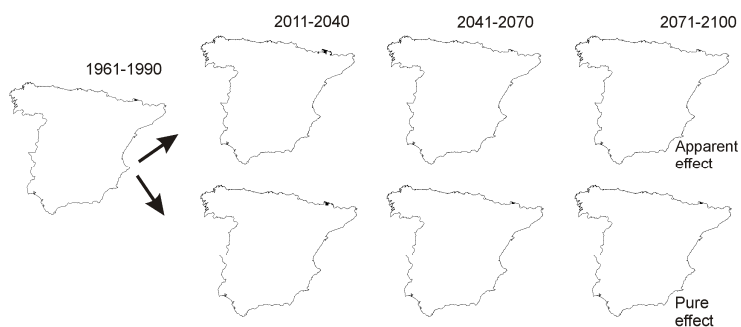
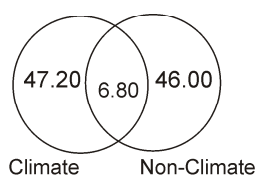
Iberolacerta aranica
English: Aran rock lizard
Spanish: Lagartija aranesa



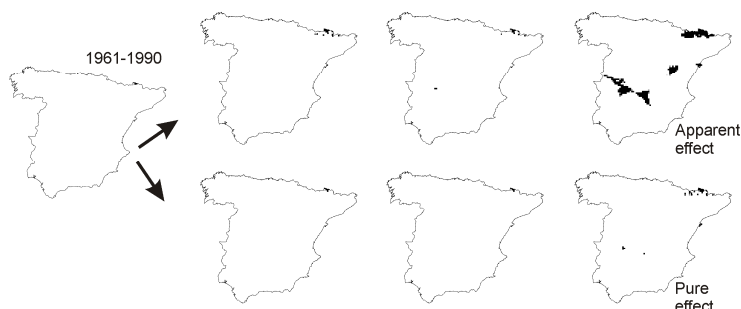
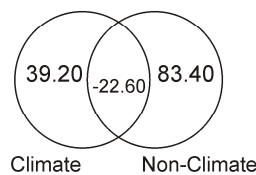
Distribution

Models and Predictions

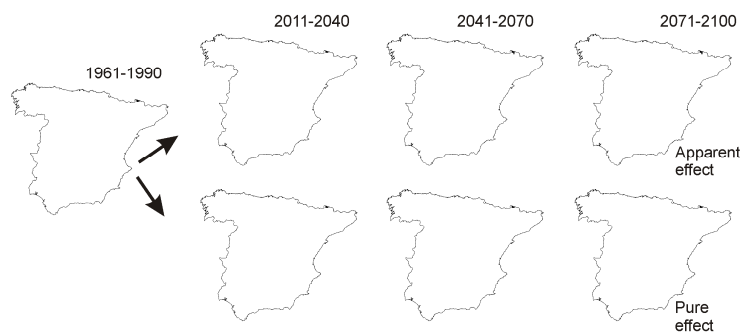
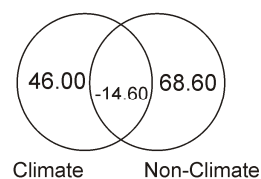
CGCM2-A2



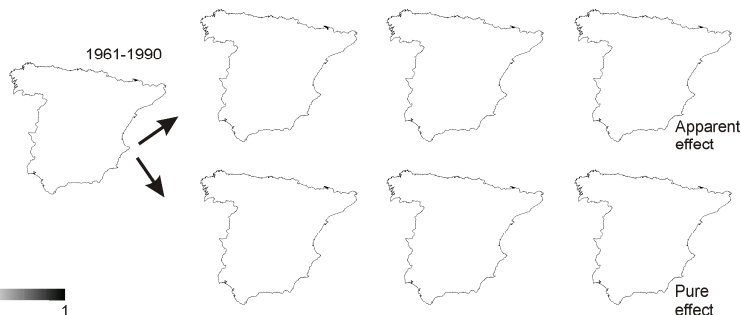
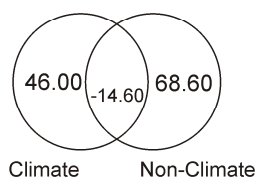
CGCM2-B2



ECHAM4-A2

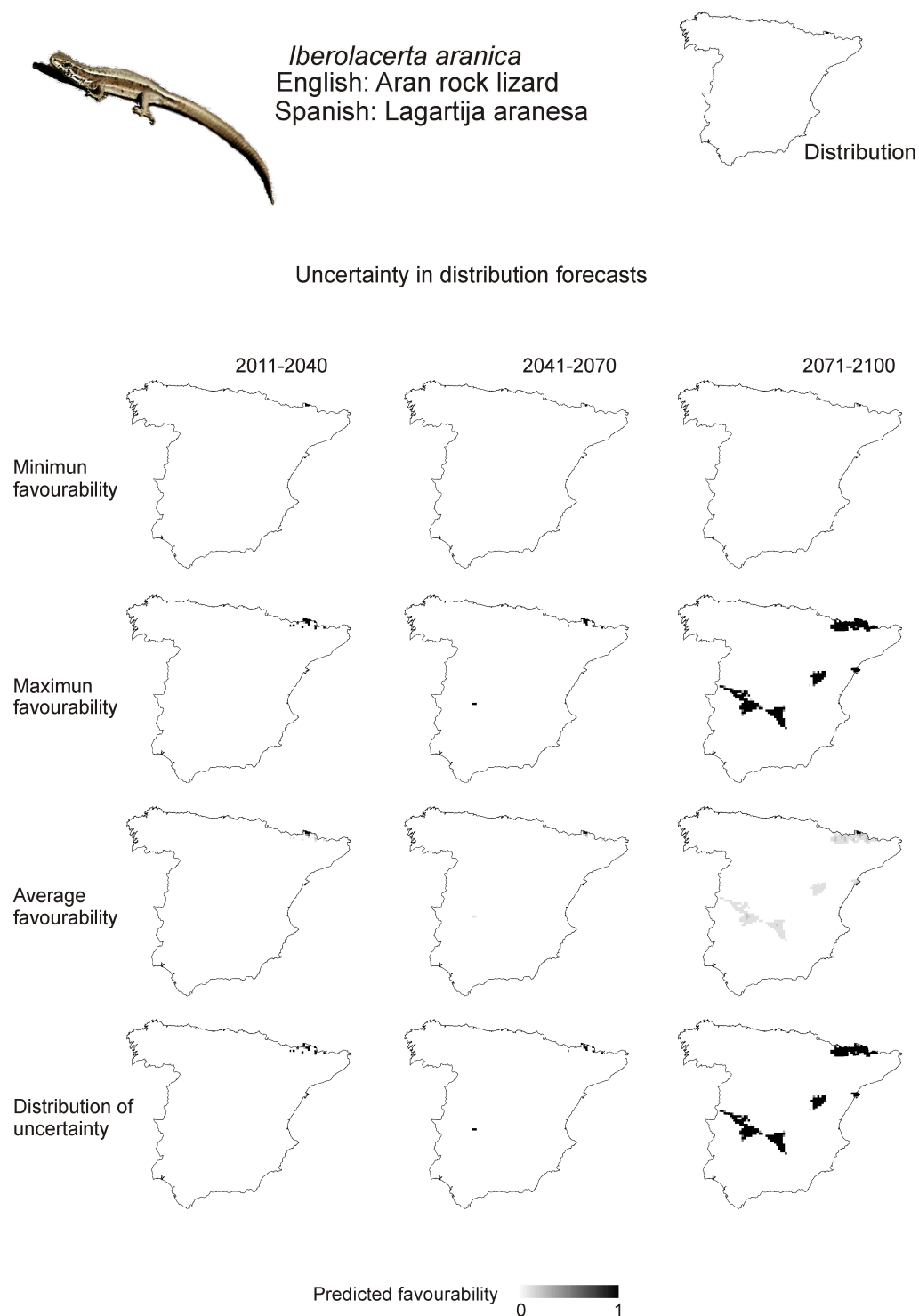


ECHAM4-B2



Predicted favourability 0 1

Apéndice 3.10 (cont.). Modelos de favorabilidad consensuada y distribución de la incertidumbre / Consensual favourability models and uncertainty in distribution forecasts.



Apéndice 3.11. Partición de la variación y predicciones / Variation partitioning and predictions.



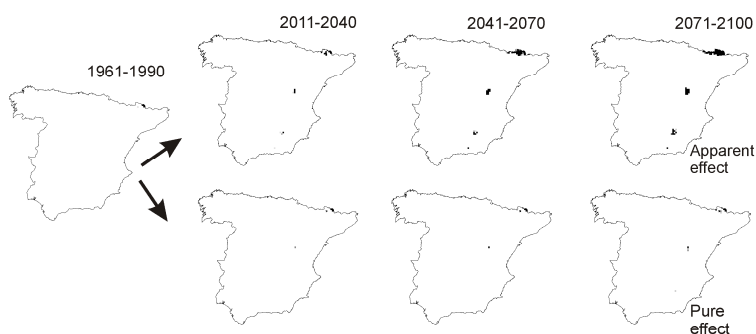
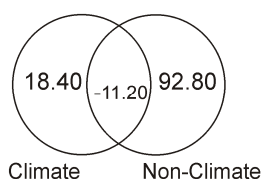
Iberolacerta aurelio
English: Aurelios rock pallaresa
Spanish: Lagartija pallaresa



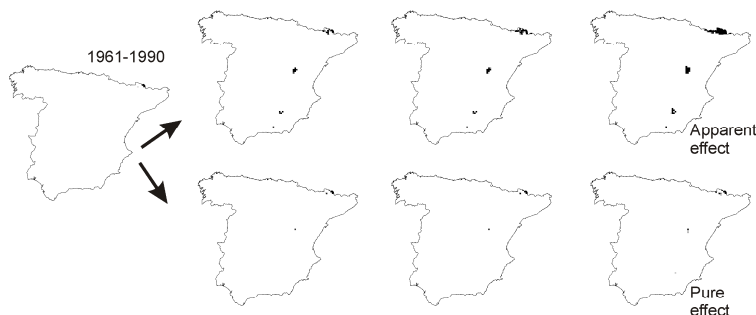
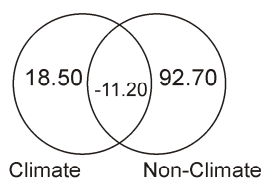
Distribution

Models and Predictions

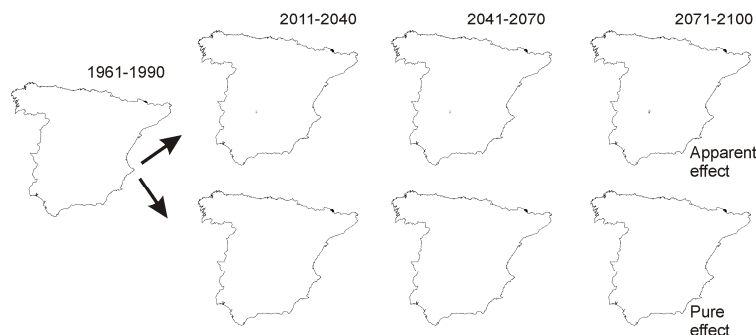
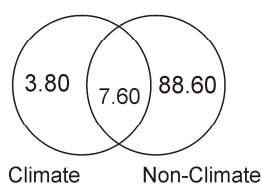
CGCM2-A2



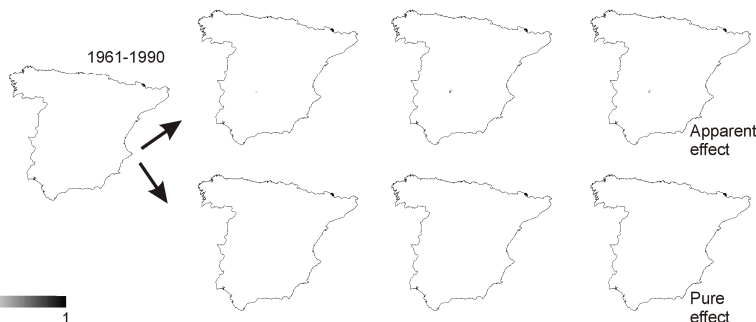
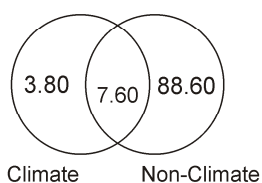
CGCM2-B2



ECHAM4-A2

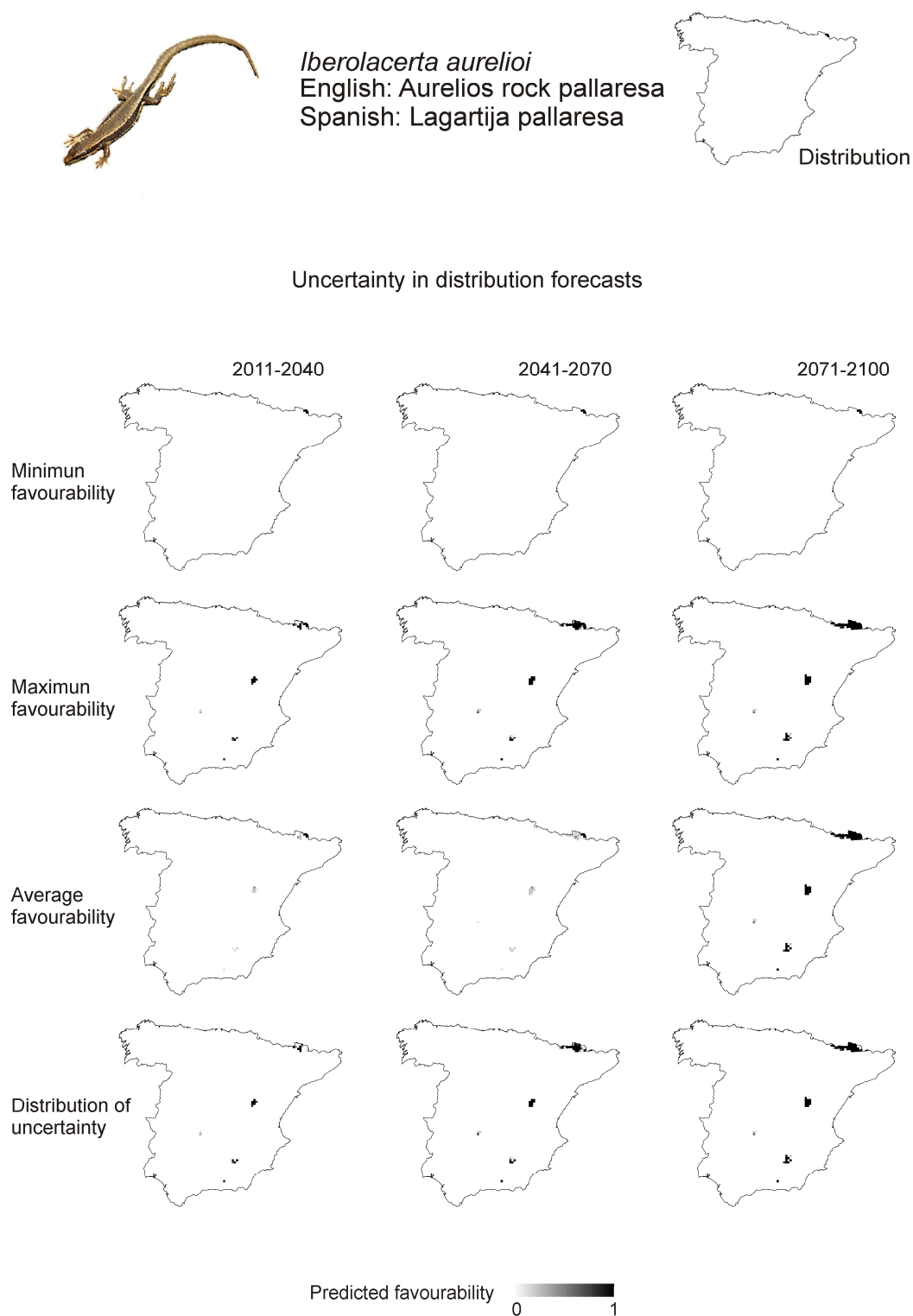


ECHAM4-B2

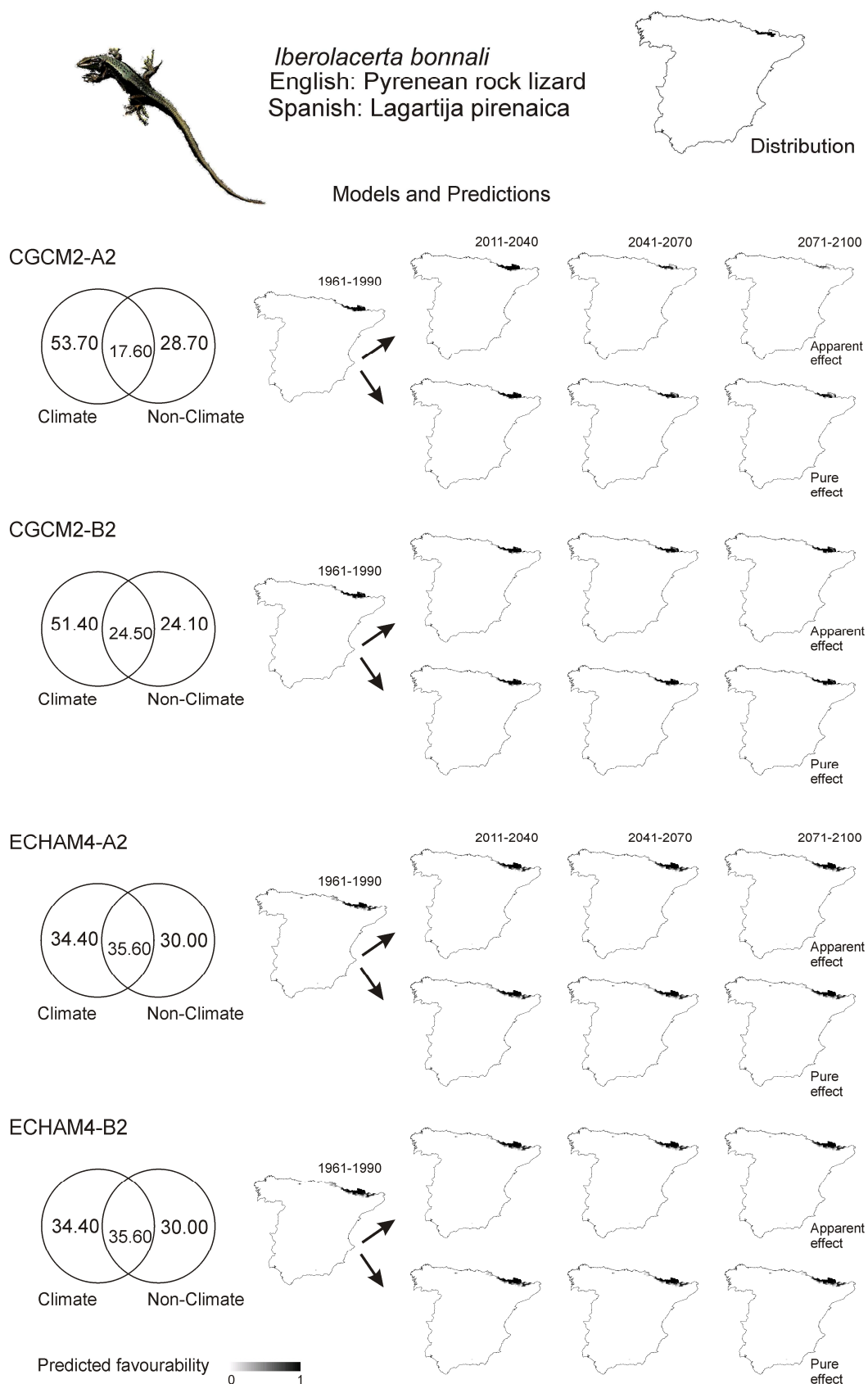


Predicted favourability 0 1

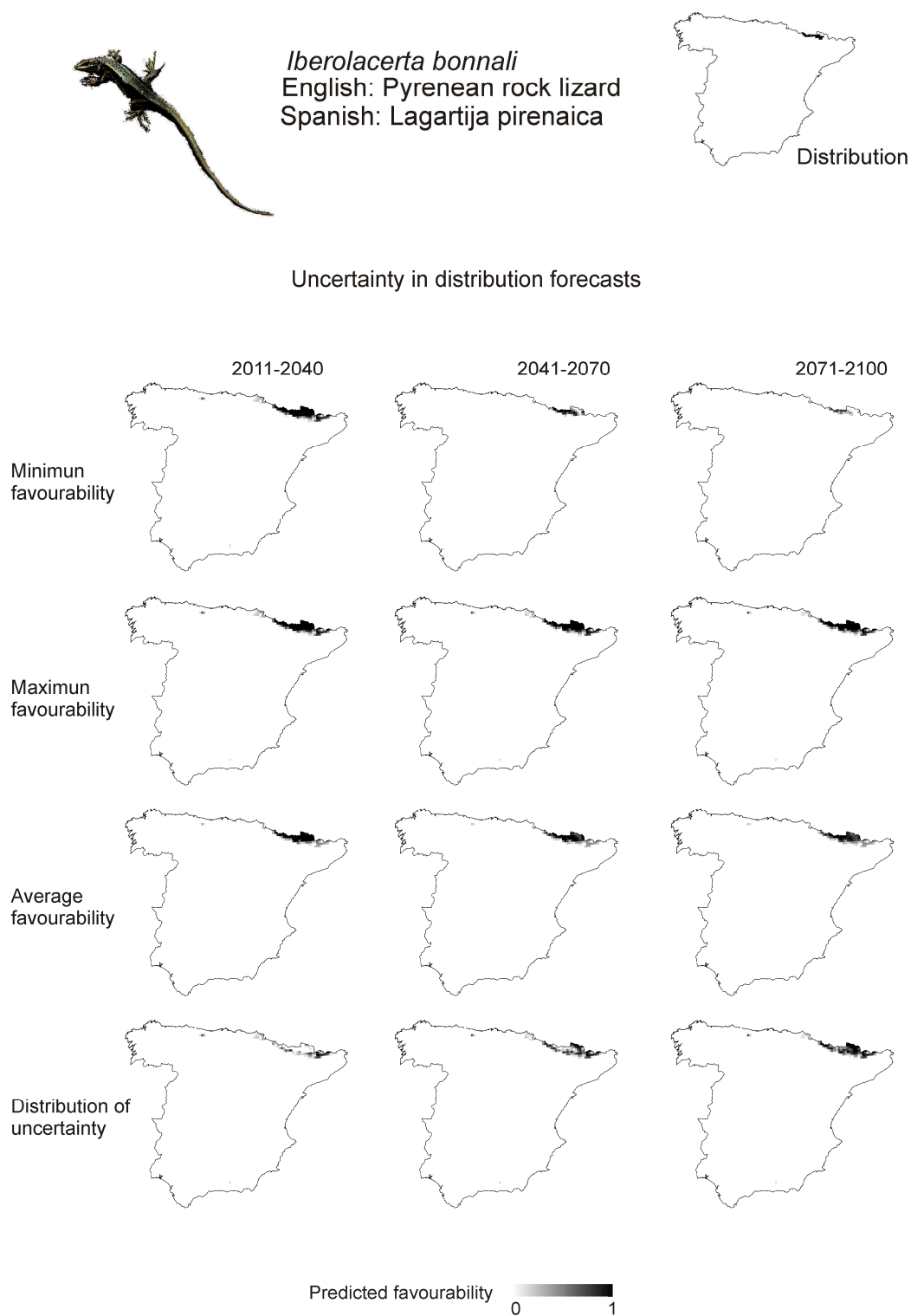
Apéndice 3.11 (cont.). Modelos de favorabilidad consensuada y distribución de la incertidumbre / Consensual favourability models and uncertainty in distribution forecasts.



Apéndice 3.12. Partición de la variación y predicciones / Variation partitioning and predictions.



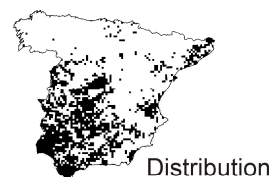
Apéndice 3.12 (cont.). Modelos de favorabilidad consensuada y distribución de la incertidumbre / Consensual favourability models and uncertainty in distribution forecasts.



Apéndice 3.13. Partición de la variación y predicciones / Variation partitioning and predictions.

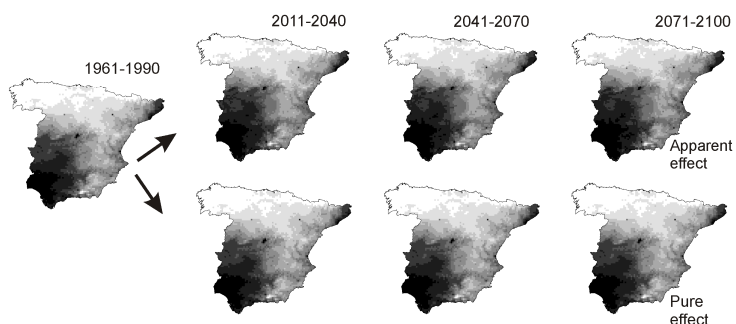
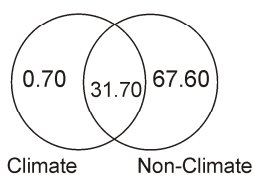


Mauremys leprosa
English: Mediterranean pond turtle
Spanish: Galápago leproso

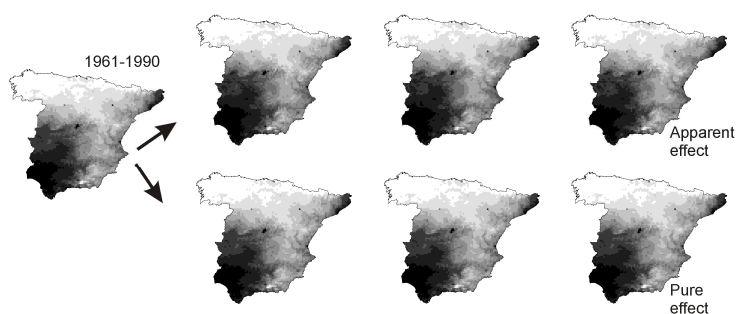
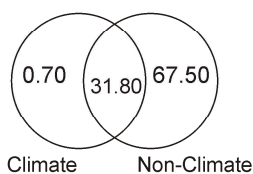


Models and Predictions

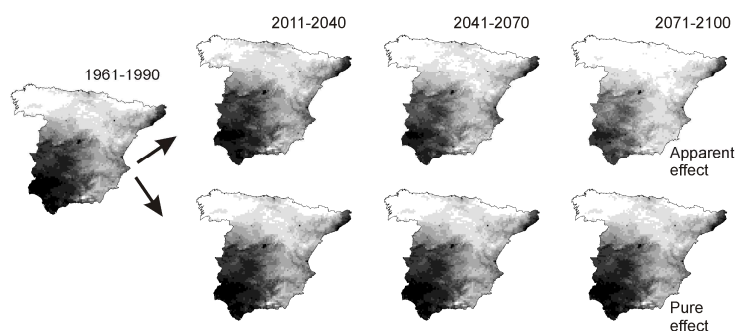
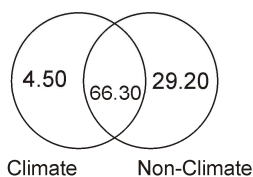
CGCM2-A2



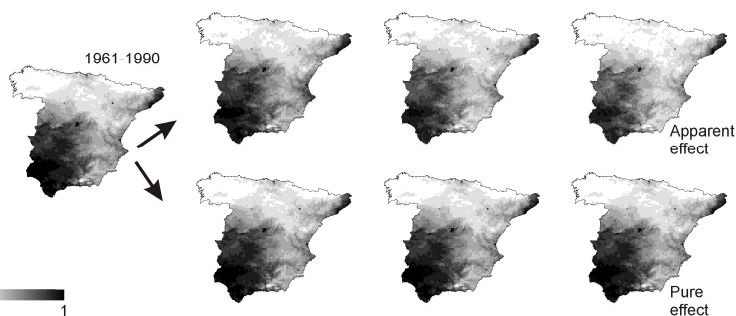
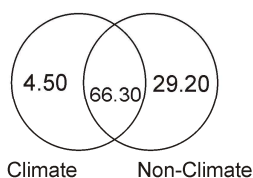
CGCM2-B2



ECHAM4-A2

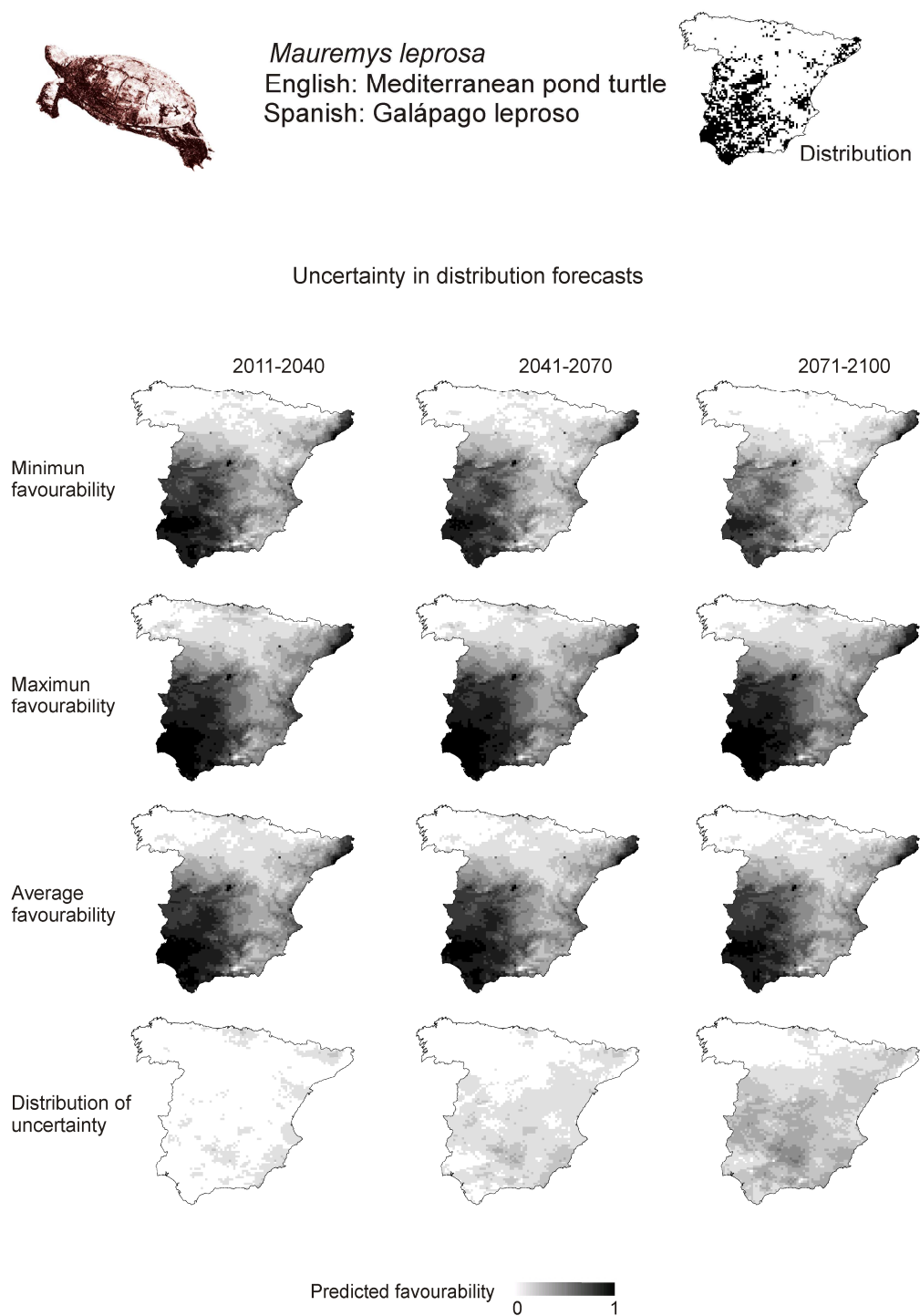


ECHAM4-B2



Predicted favourability 0 1

Apéndice 3.13 (cont.). Modelos de favorabilidad consensuada y distribución de la incertidumbre / Consensual favourability models and uncertainty in distribution forecasts.



Apéndice 3.14. Partición de la variación y predicciones / Variation partitioning and predictions.

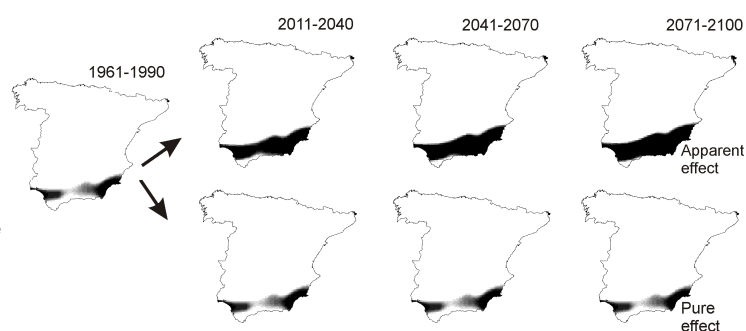
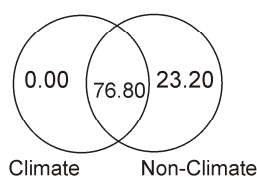


Testudo graeca
English: Moorish tortoise
Spanish: Tortuga mora

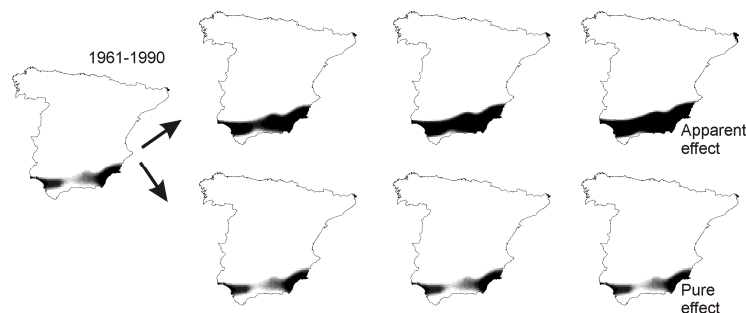
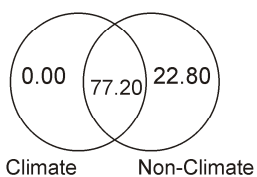


Models and Predictions

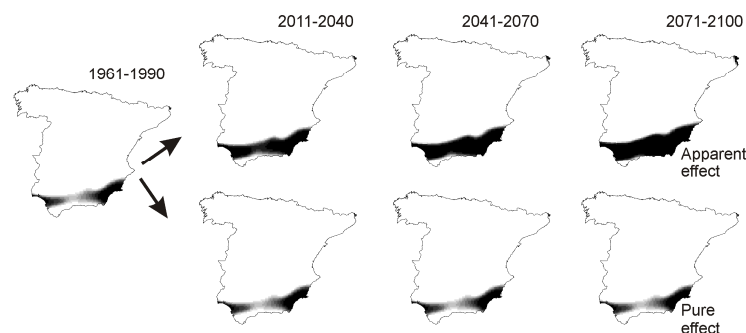
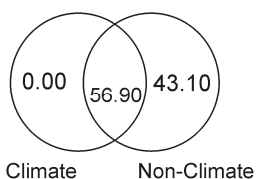
CGCM2-A2



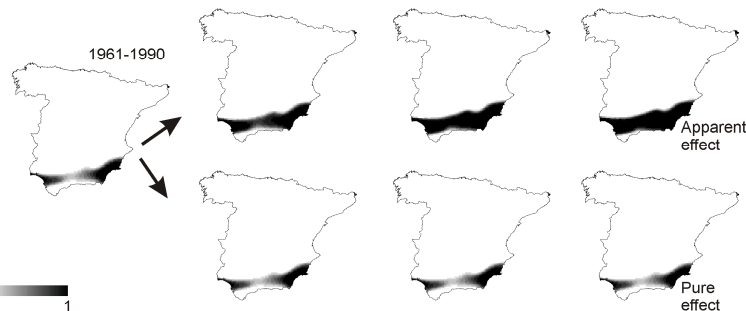
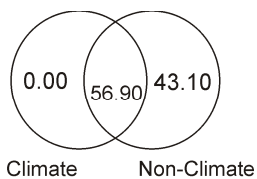
CGCM2-B2



ECHAM4-A2



ECHAM4-B2



Predicted favourability 0 1

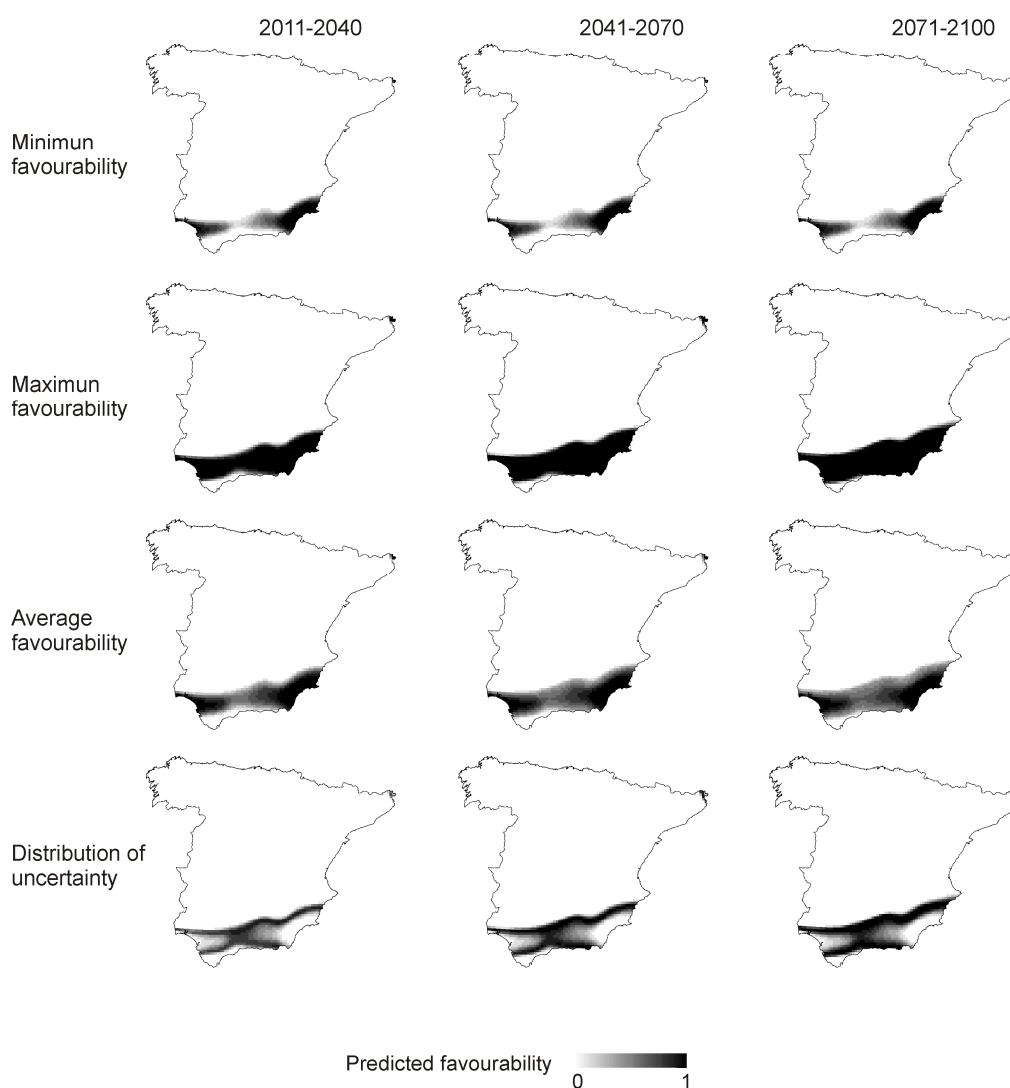
Apéndice 3.14 (cont.). Modelos de favorabilidad consensuada y distribución de la incertidumbre / Consensual favourability models and uncertainty in distribution forecasts..



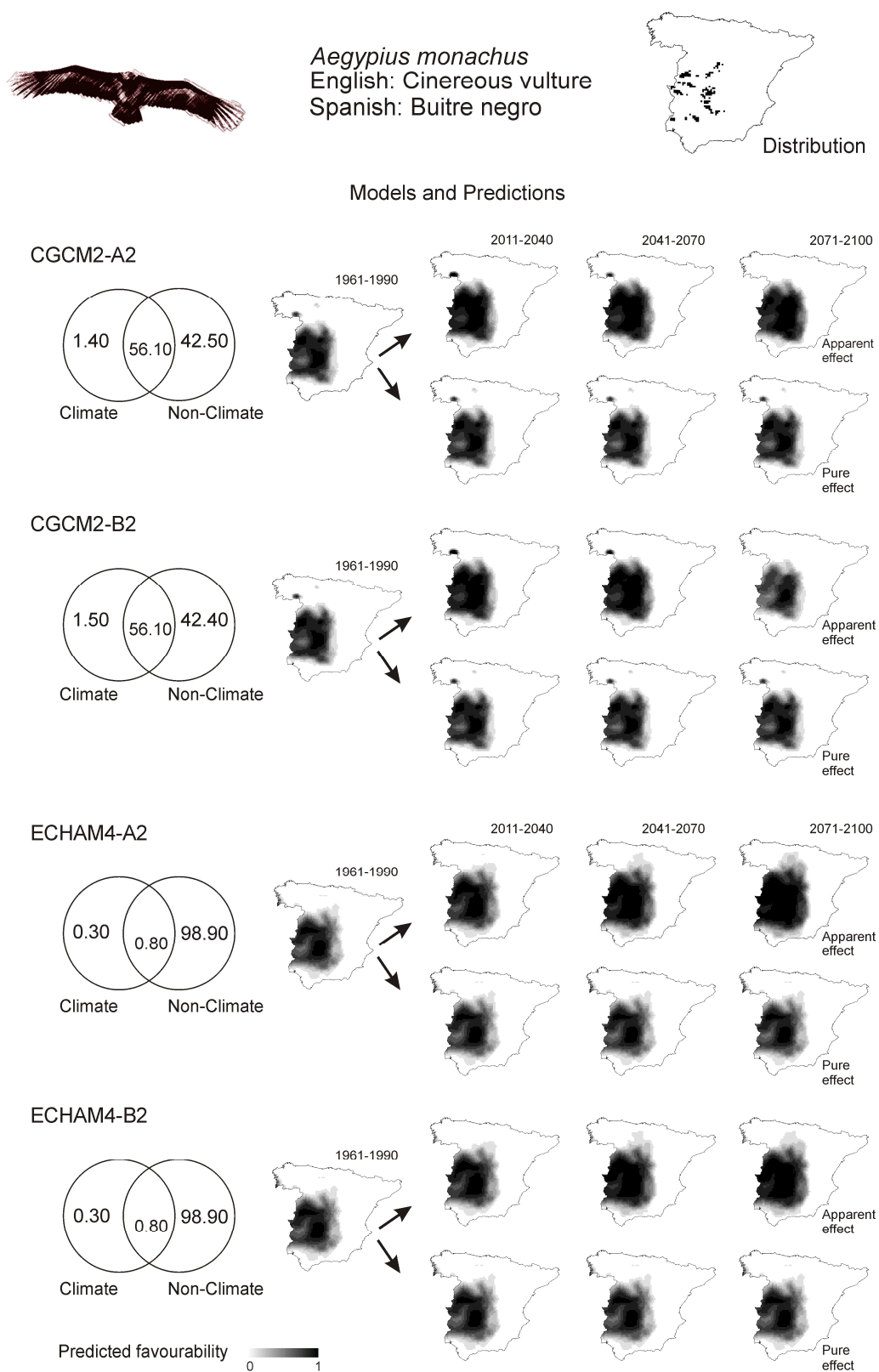
Testudo graeca
English: Moorish tortoise
Spanish: Tortuga mora



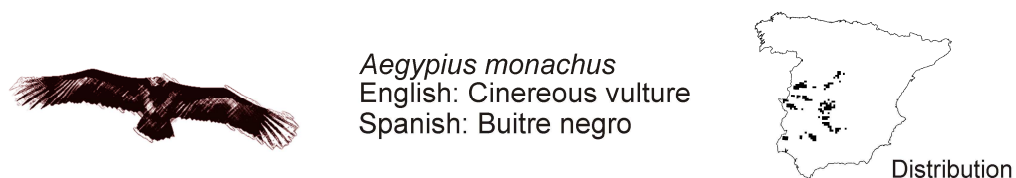
Uncertainty in distribution forecasts



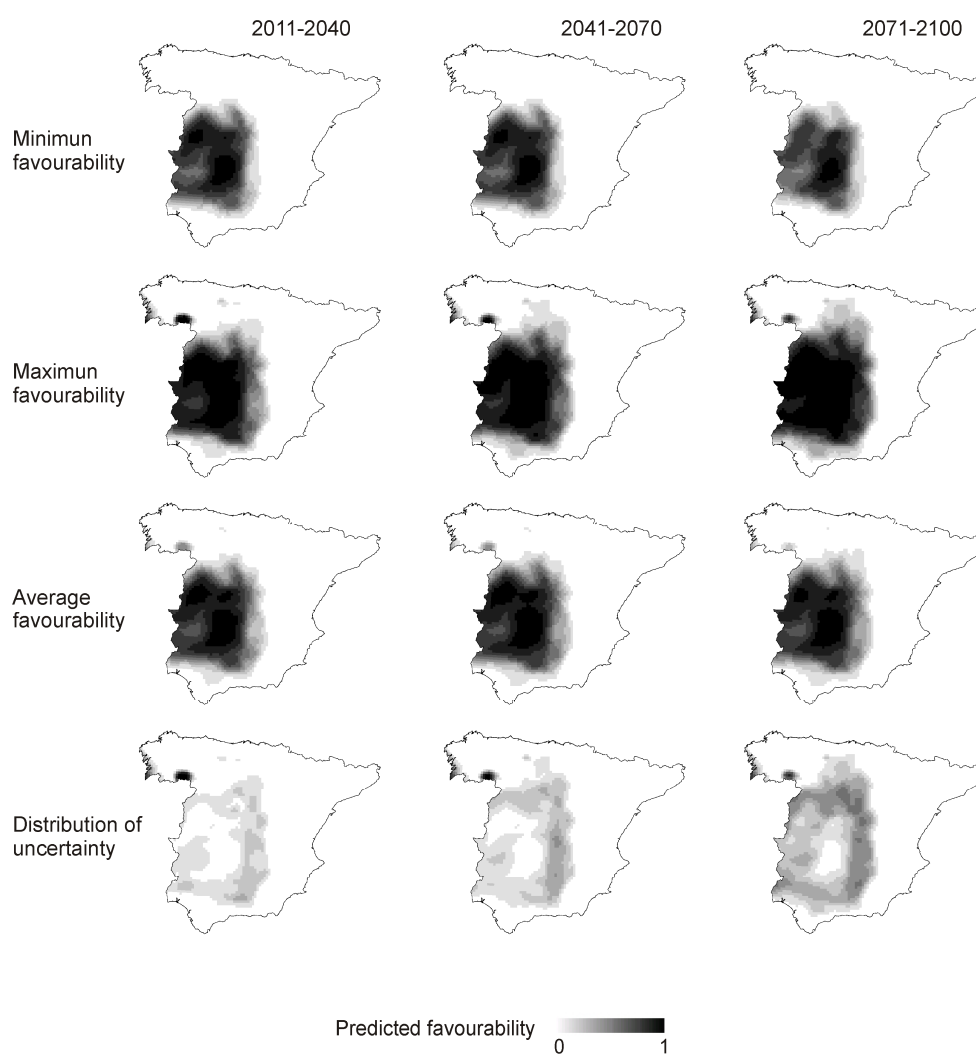
Apéndice 3.15. Partición de la variación y predicciones / Variation partitioning and predictions.



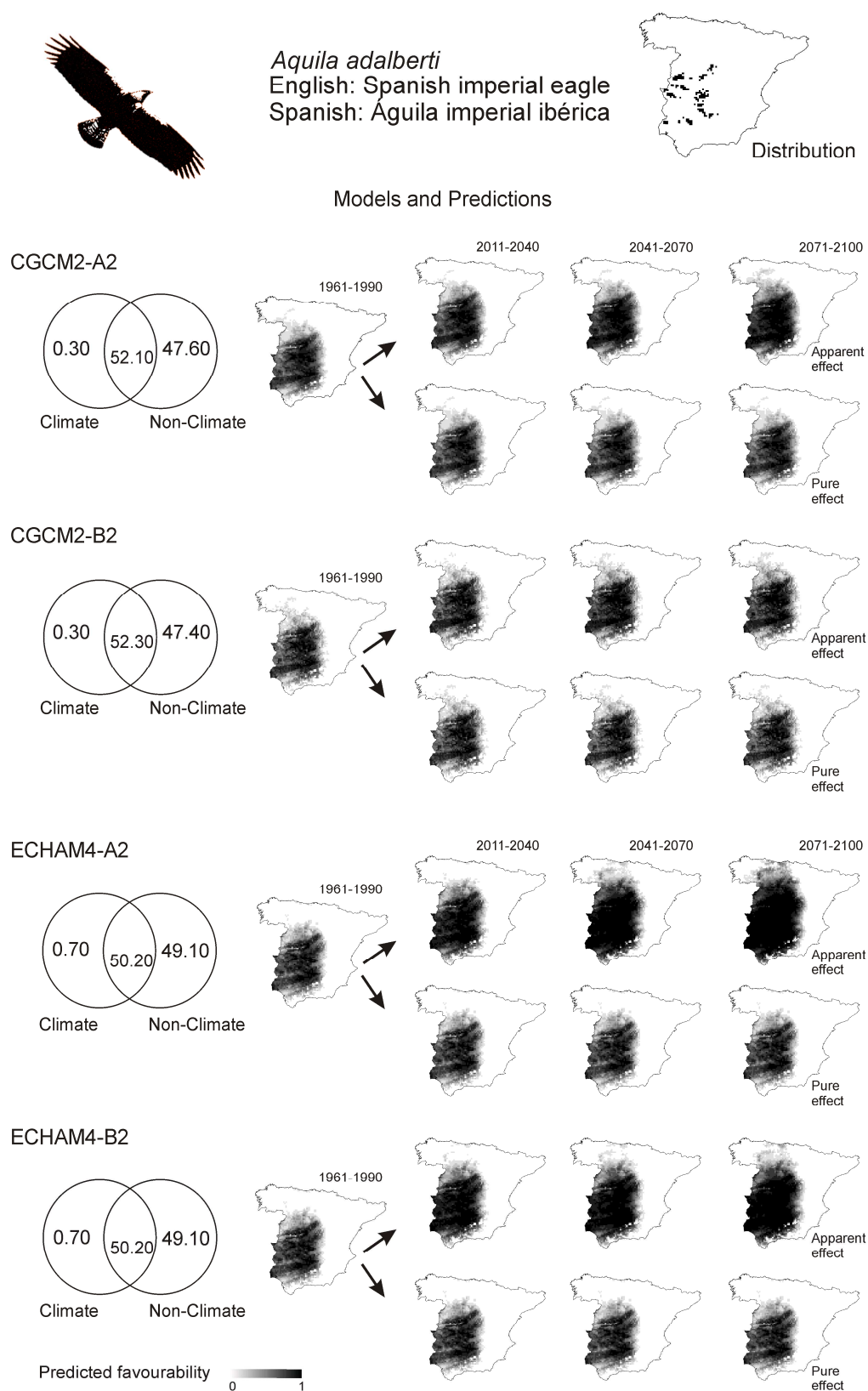
Apéndice 3.15 (cont.). Modelos de favorabilidad consensuada y distribución de la incertidumbre / Consensual favourability models and uncertainty in distribution forecasts.



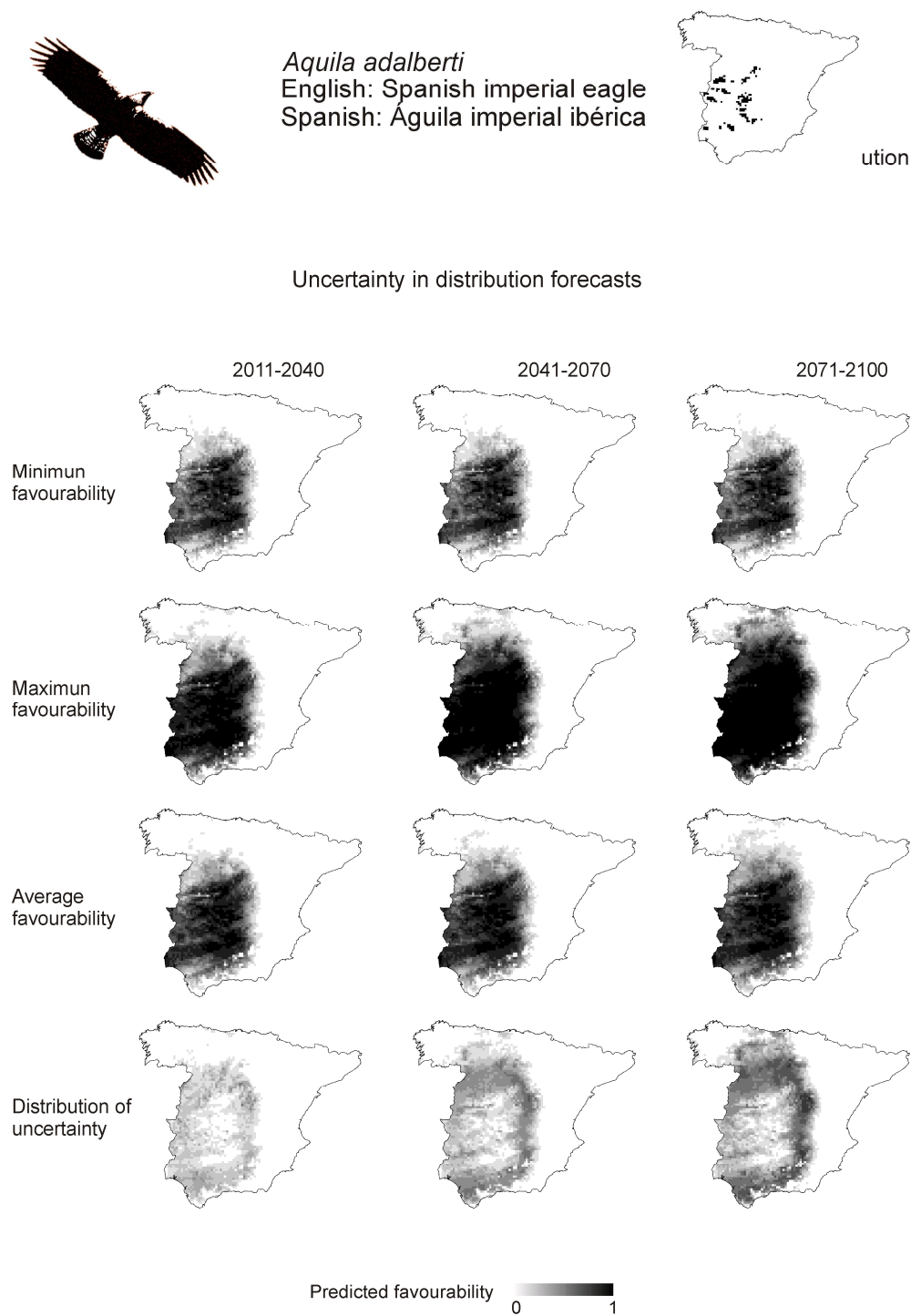
Uncertainty in distribution forecasts



Apéndice 3.16. Partición de la variación y predicciones / Variation partitioning and predictions.



Apéndice 3.16 (cont.). Modelos de favorabilidad consensuada y distribución de la incertidumbre / Consensual favourability models and uncertainty in distribution forecasts.



Apéndice 3.17. Partición de la variación y predicciones / Variation partitioning and predictions.



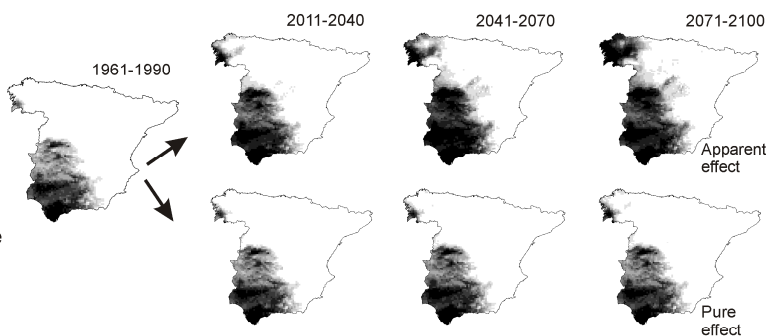
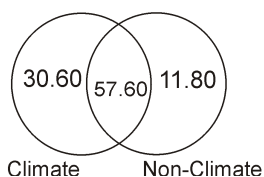
Apus caffer
English: White-rumped swift
Spanish: Vencejo café



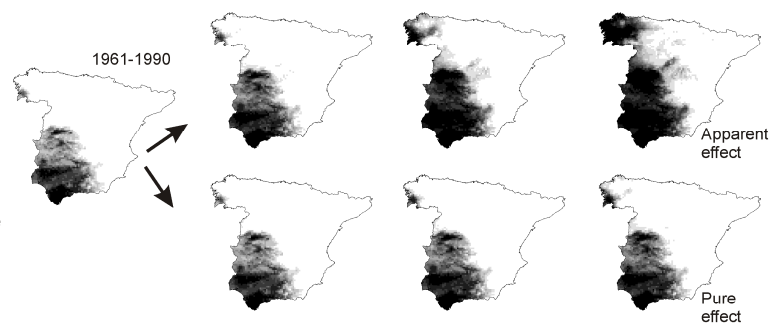
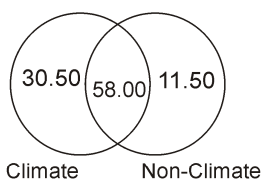
Distribution

Models and Predictions

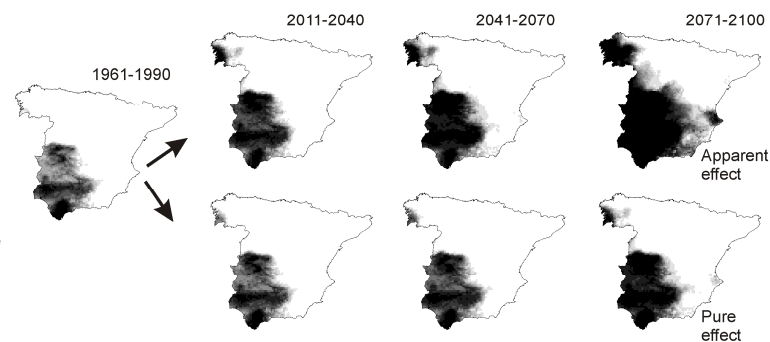
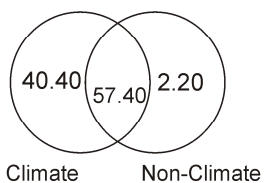
CGCM2-A2



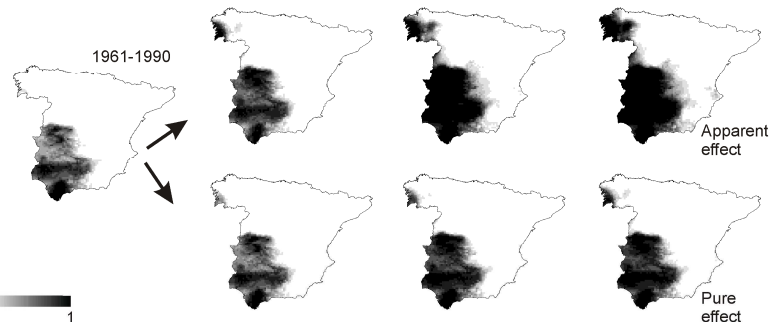
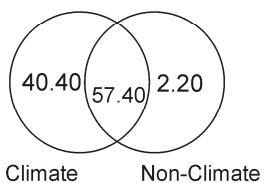
CGCM2-B2



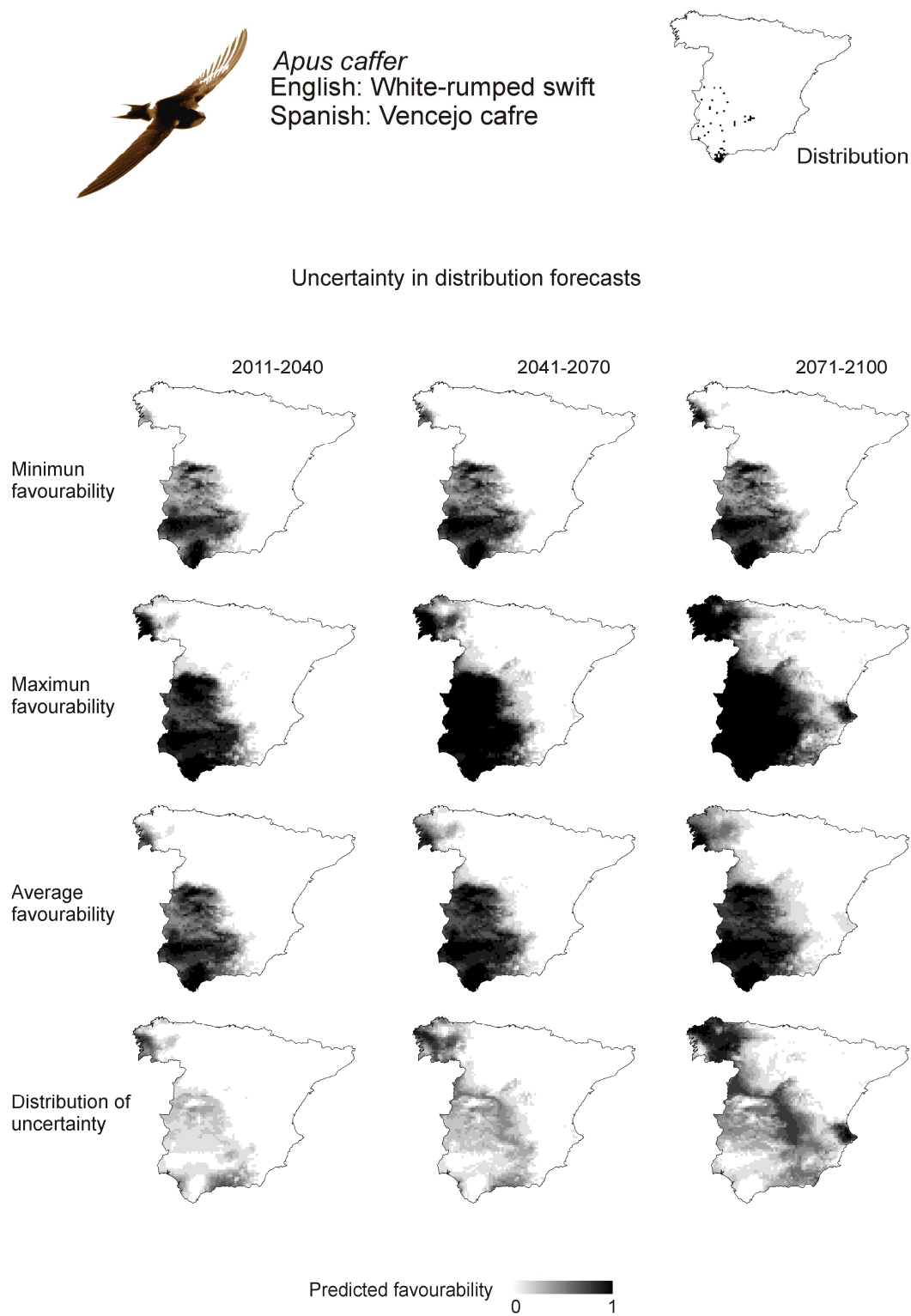
ECHAM4-A2



ECHAM4-B2



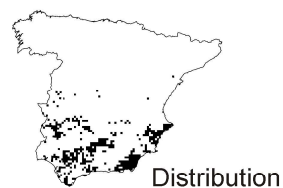
Apéndice 3.17 (cont.). Modelos de favorabilidad consensuada y distribución de la incertidumbre / Consensual favourability models and uncertainty in distribution forecasts.



Apéndice 3.18. Partición de la variación y predicciones / Variation partitioning and predictions.

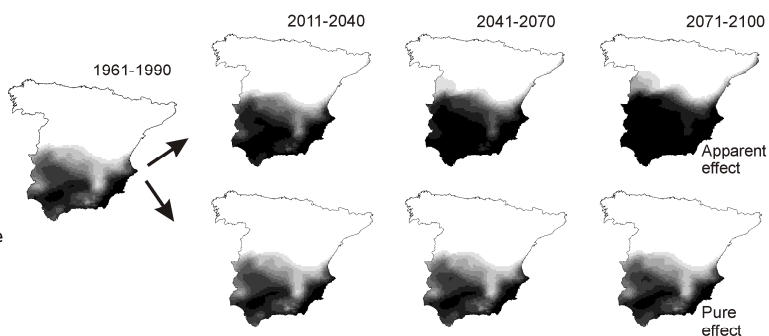
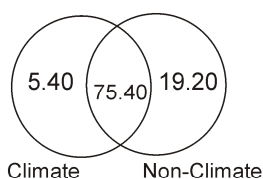


Cercotrichas galactotes
English: Rufous-tailed Scrub-robin
Spanish: Alzacola

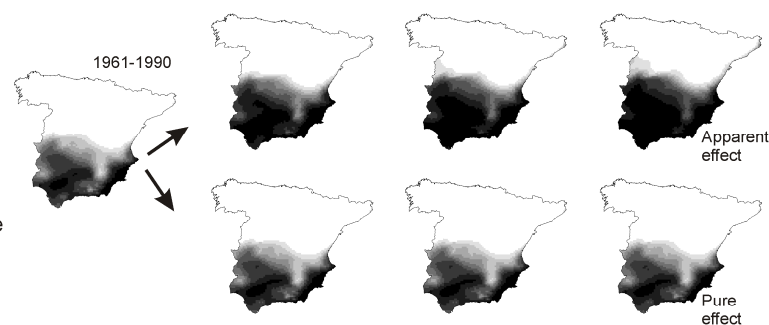
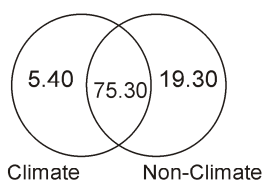


Models and Predictions

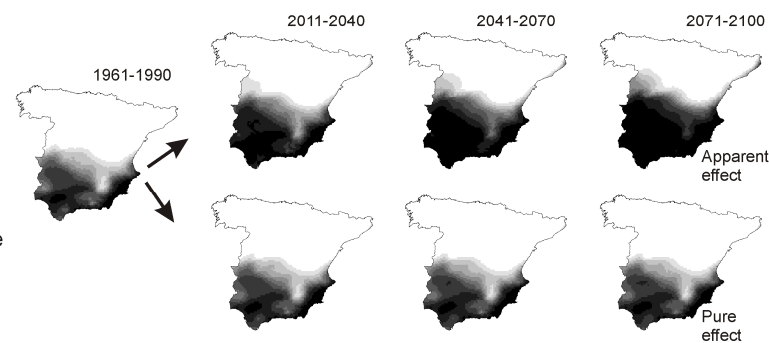
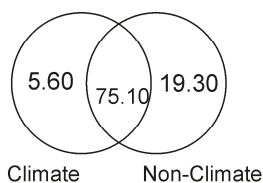
CGCM2-A2



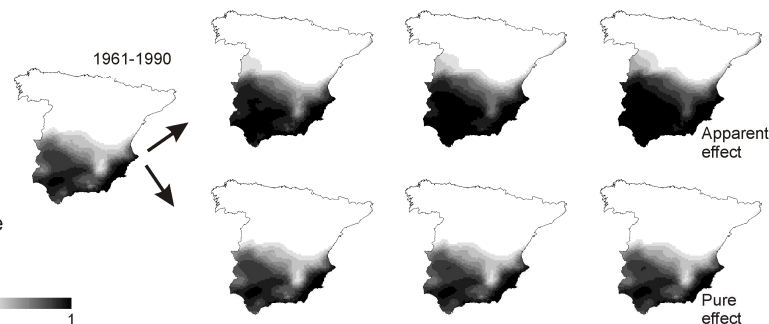
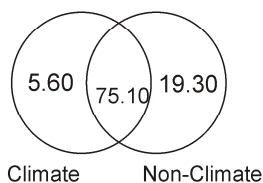
CGCM2-B2



ECHAM4-A2



ECHAM4-B2

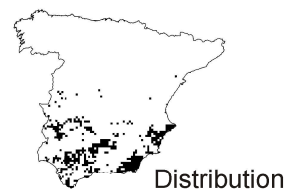


Predicted favourability 0 1

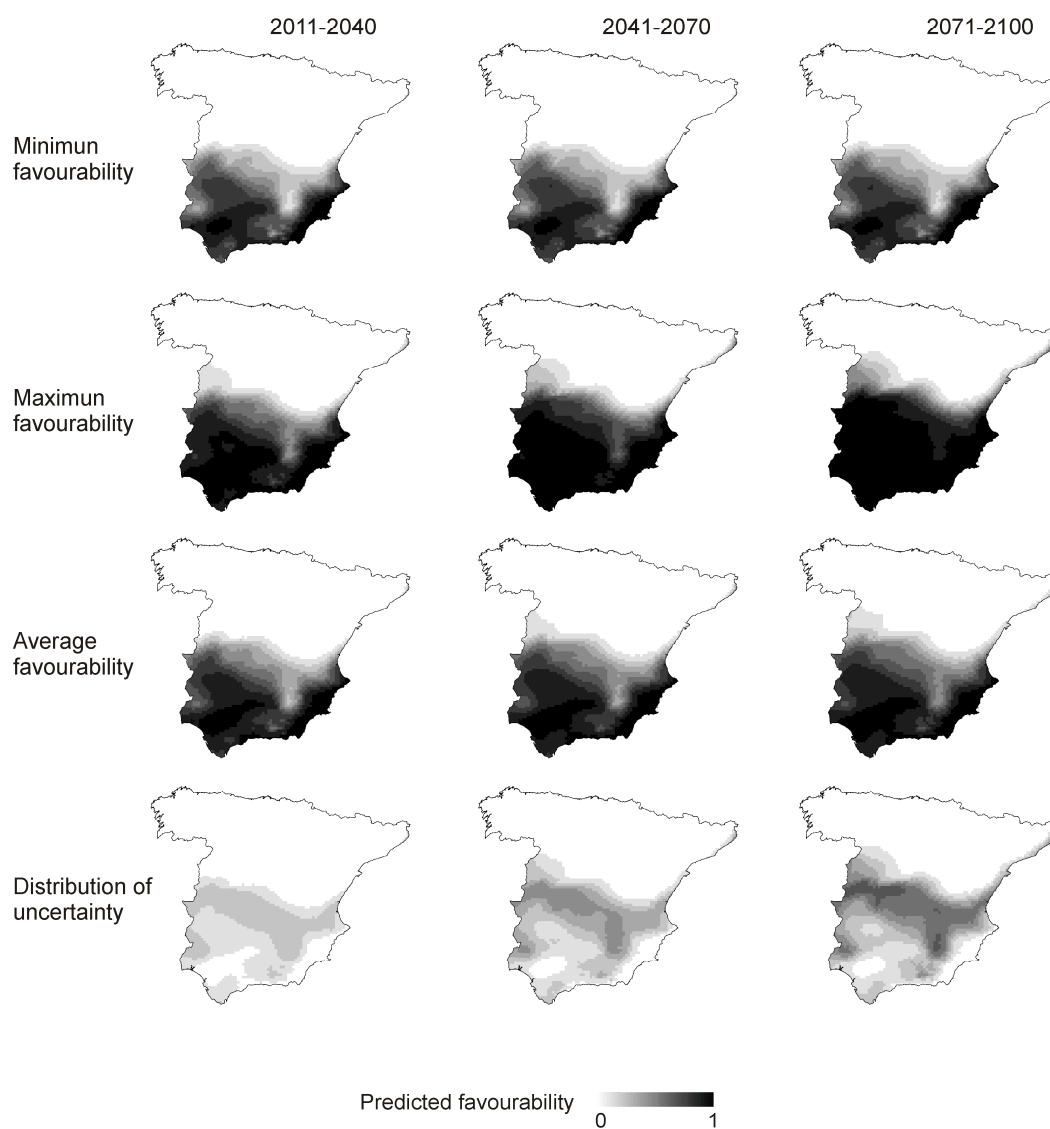
Apéndice 3.18 (cont.). Modelos de favorabilidad consensuada y distribución de la incertidumbre / Consensual favourability models and uncertainty in distribution forecasts.



Cercotrichas galactotes
English: Rufous-tailed Scrub-robin
Spanish: Alzacola



Uncertainty in distribution forecasts



Apéndice 3.19. Partición de la variación y predicciones / Variation partitioning and predictions.

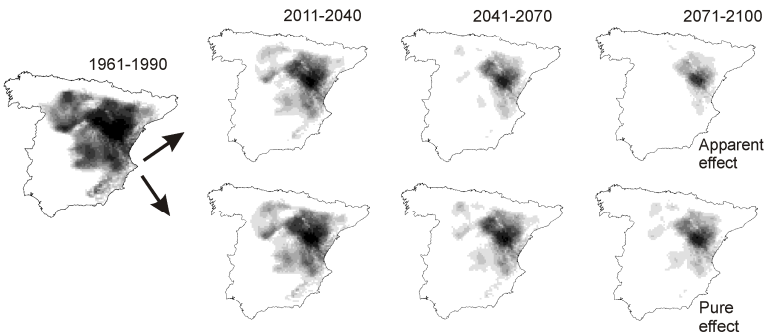
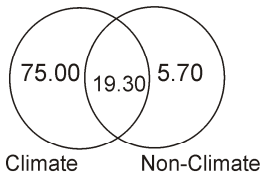


Chersophilus duponti
English: Dupont's lark
Spanish: Alondra de Dupont

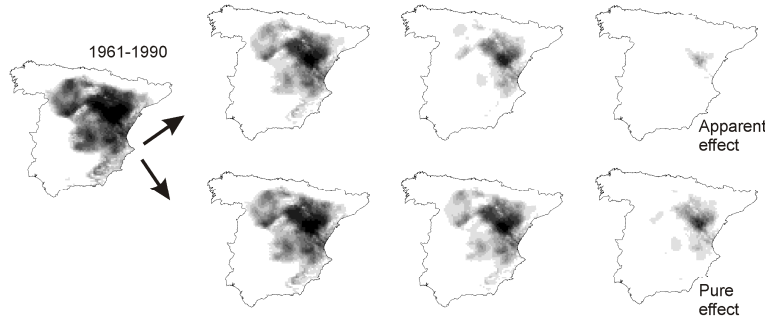
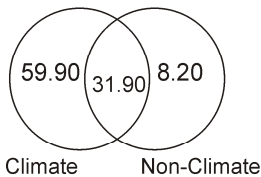


Models and Predictions

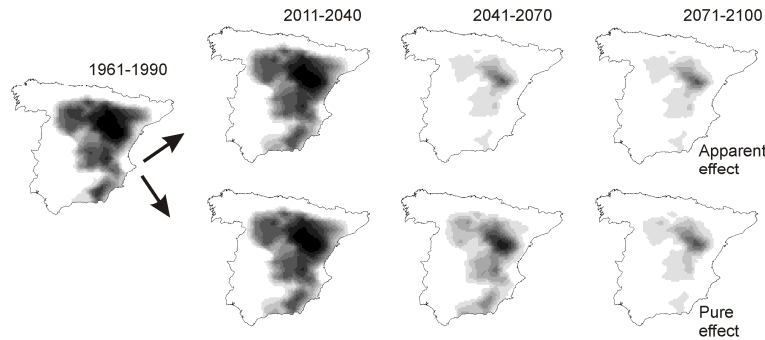
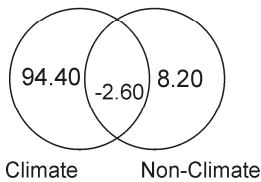
CGCM2-A2



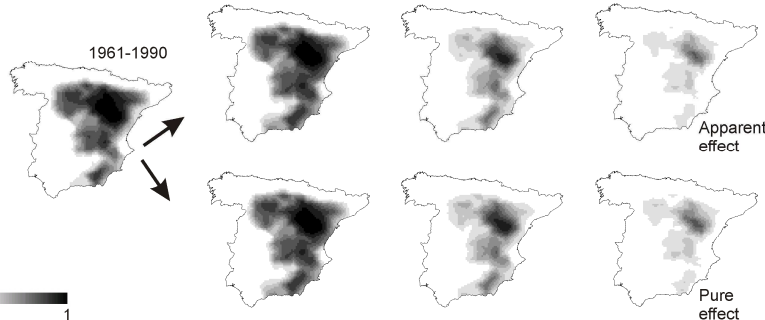
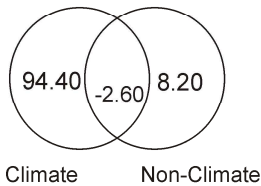
CGCM2-B2



ECHAM4-A2



ECHAM4-B2



Predicted favourability 0 1

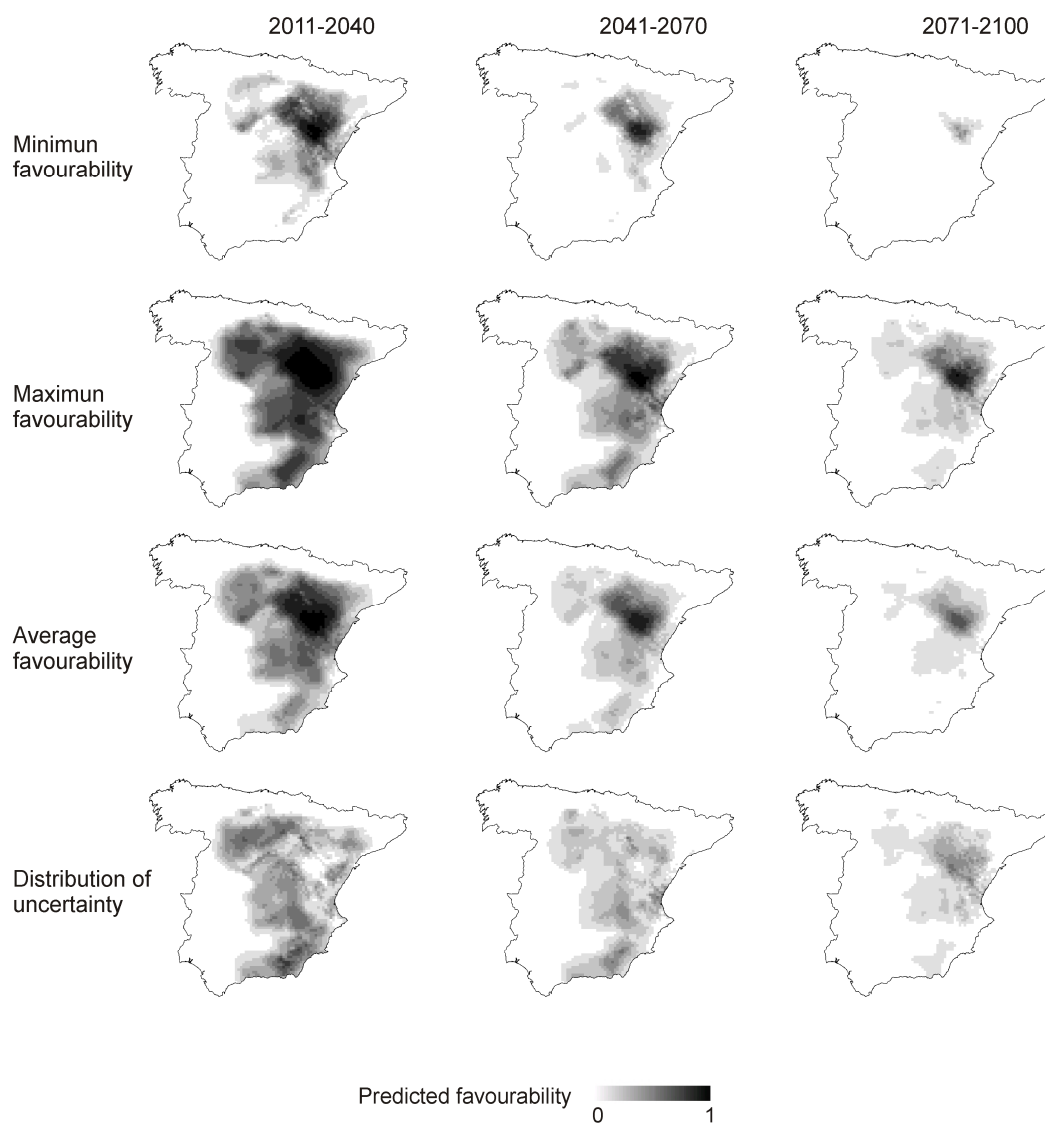
Apéndice 3.19 (cont.). Modelos de favorabilidad consensuada y distribución de la incertidumbre / Consensual favourability models and uncertainty in distribution forecasts.



Chersophilus duponti
English: Dupont's lark
Spanish: Alondra de Dupont



Uncertainty in distribution forecasts



Apéndice 3.20. Partición de la variación y predicciones / Variation partitioning and predictions.



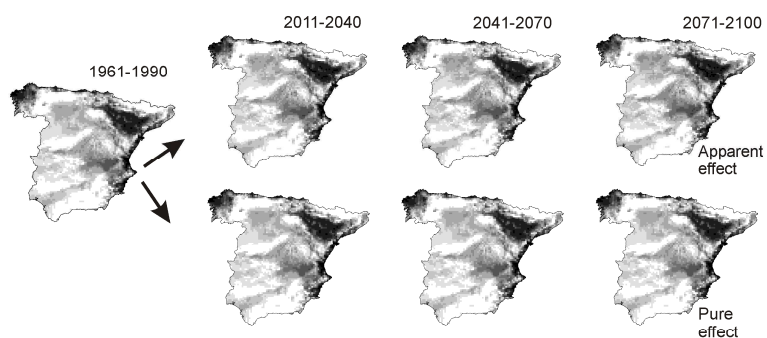
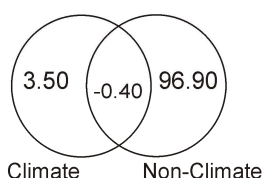
Emberiza schoeniclus
English: Reed bunting
Spanish: Escribano palustre



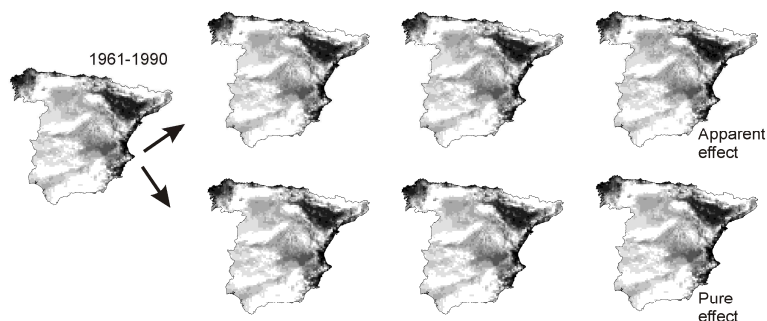
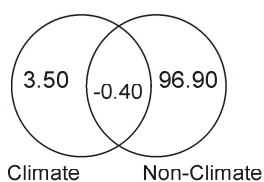
Distribution

Models and Predictions

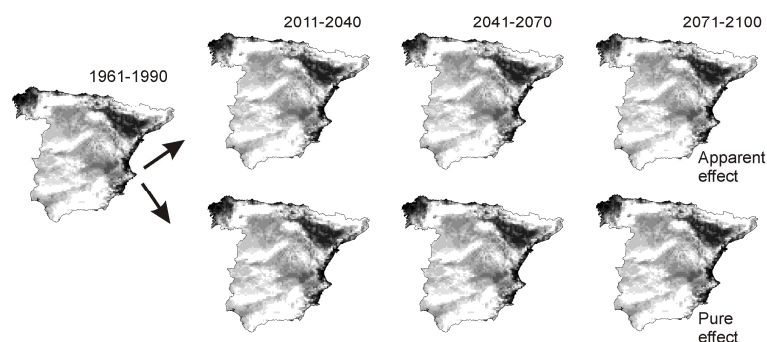
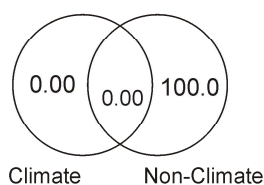
CGCM2-A2



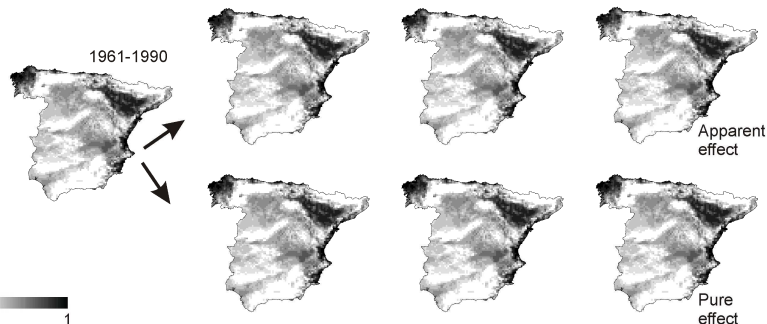
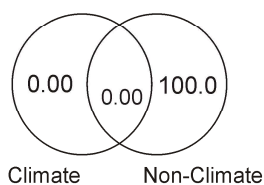
CGCM2-B2



ECHAM4-A2



ECHAM4-B2



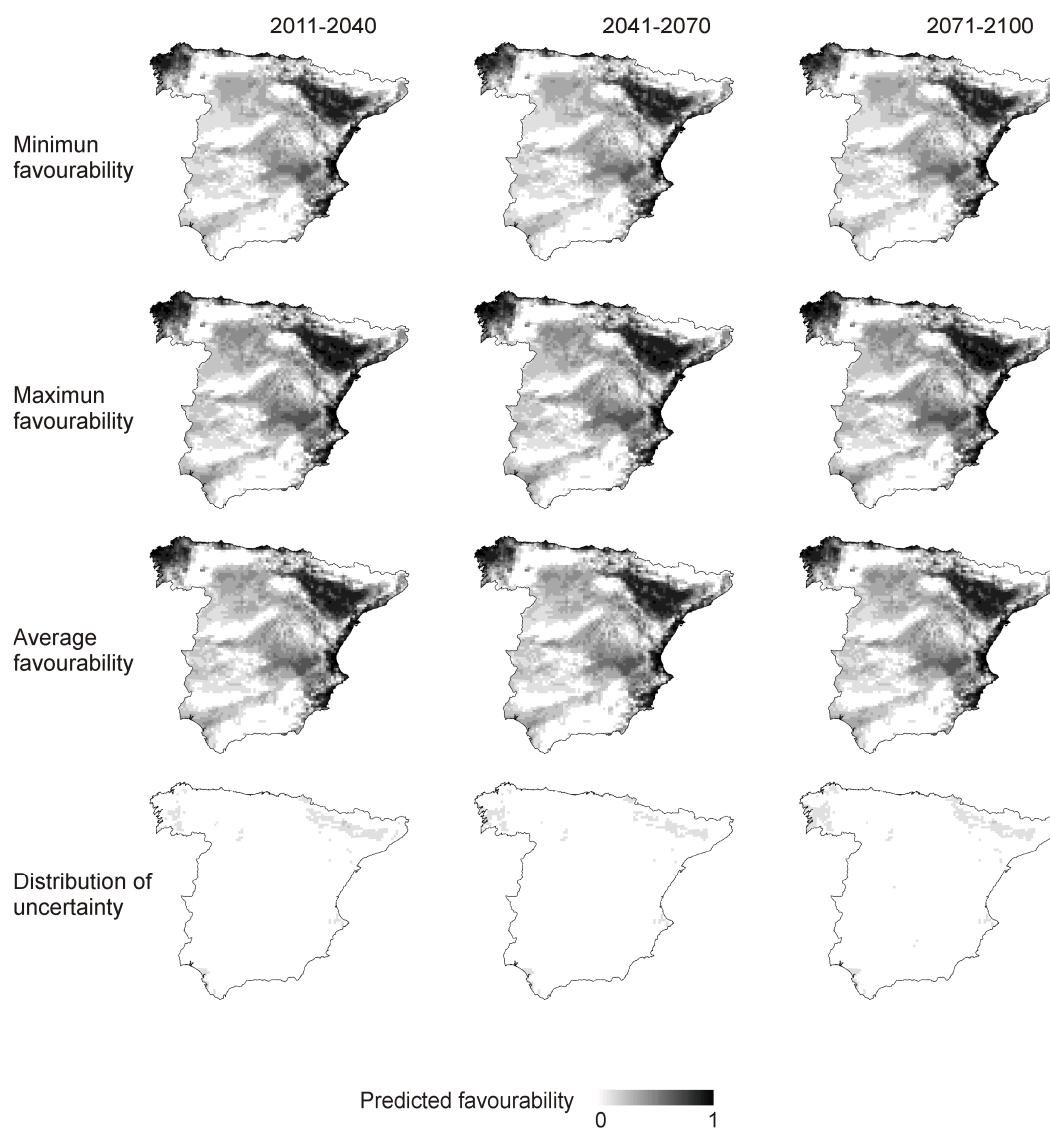
Apéndice 3.20 (cont.). Modelos de favorabilidad consensuada y distribución de la incertidumbre / Consensual favourability models and uncertainty in distribution forecasts.



Emberiza shoeniclus
English: Reed bunting
Spanish: Escribano palustre



Uncertainty in distribution forecasts



Apéndice 3.21. Partición de la variación y predicciones / Variation partitioning and predictions.



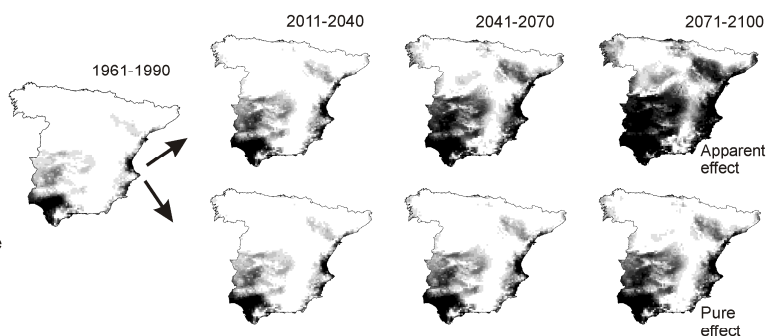
Fulica cristata
English: Red-knobbed coot
Spanish: Focha cornuda



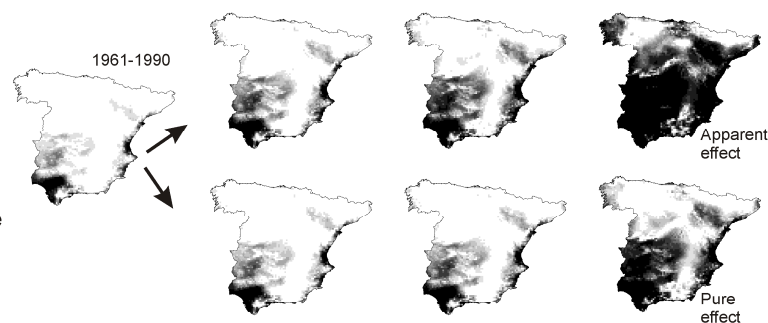
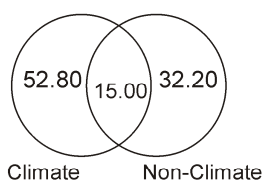
Distribution

Models and Predictions

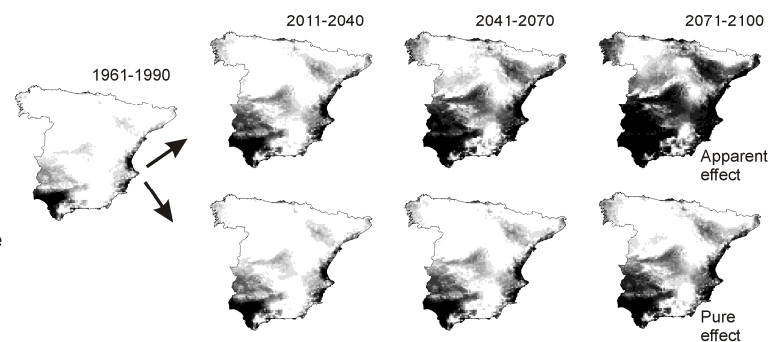
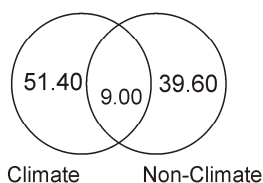
CGCM2-A2



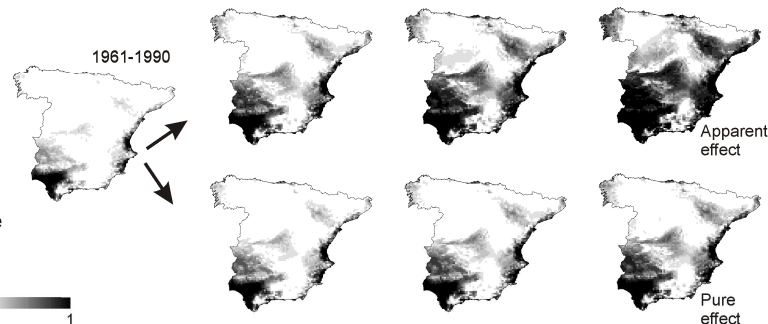
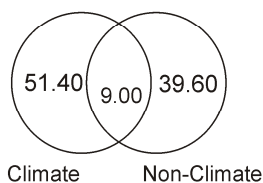
CGCM2-B2



ECHAM4-A2



ECHAM4-B2



Predicted favourability 0 1

Apéndice 3.21 (cont.). Modelos de favorabilidad consensuada y distribución de la incertidumbre / Consensual favourability models and uncertainty in distribution forecasts.

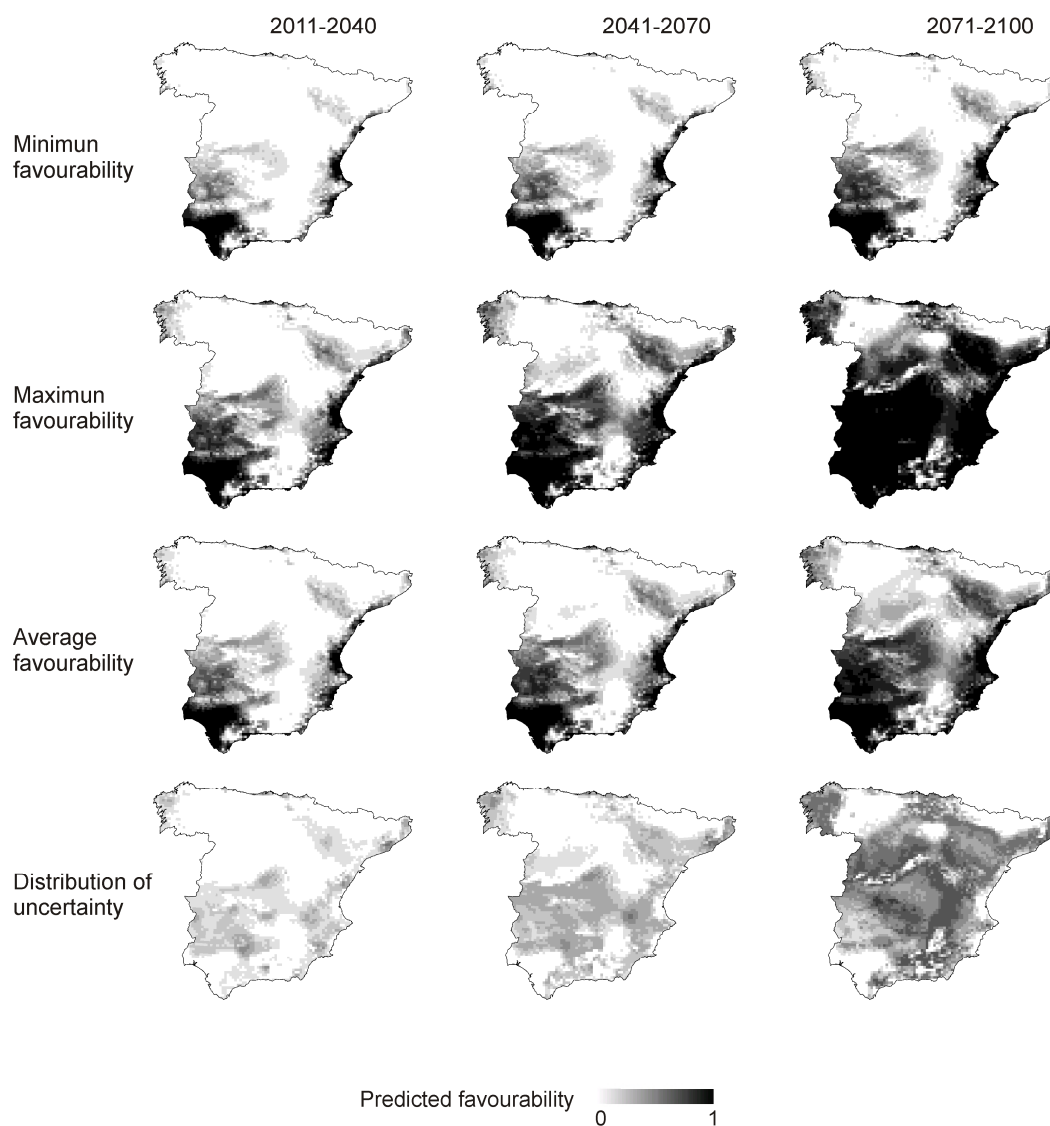


Fulica cristata
English: Red-knobbed coot
Spanish: Focha cornuda

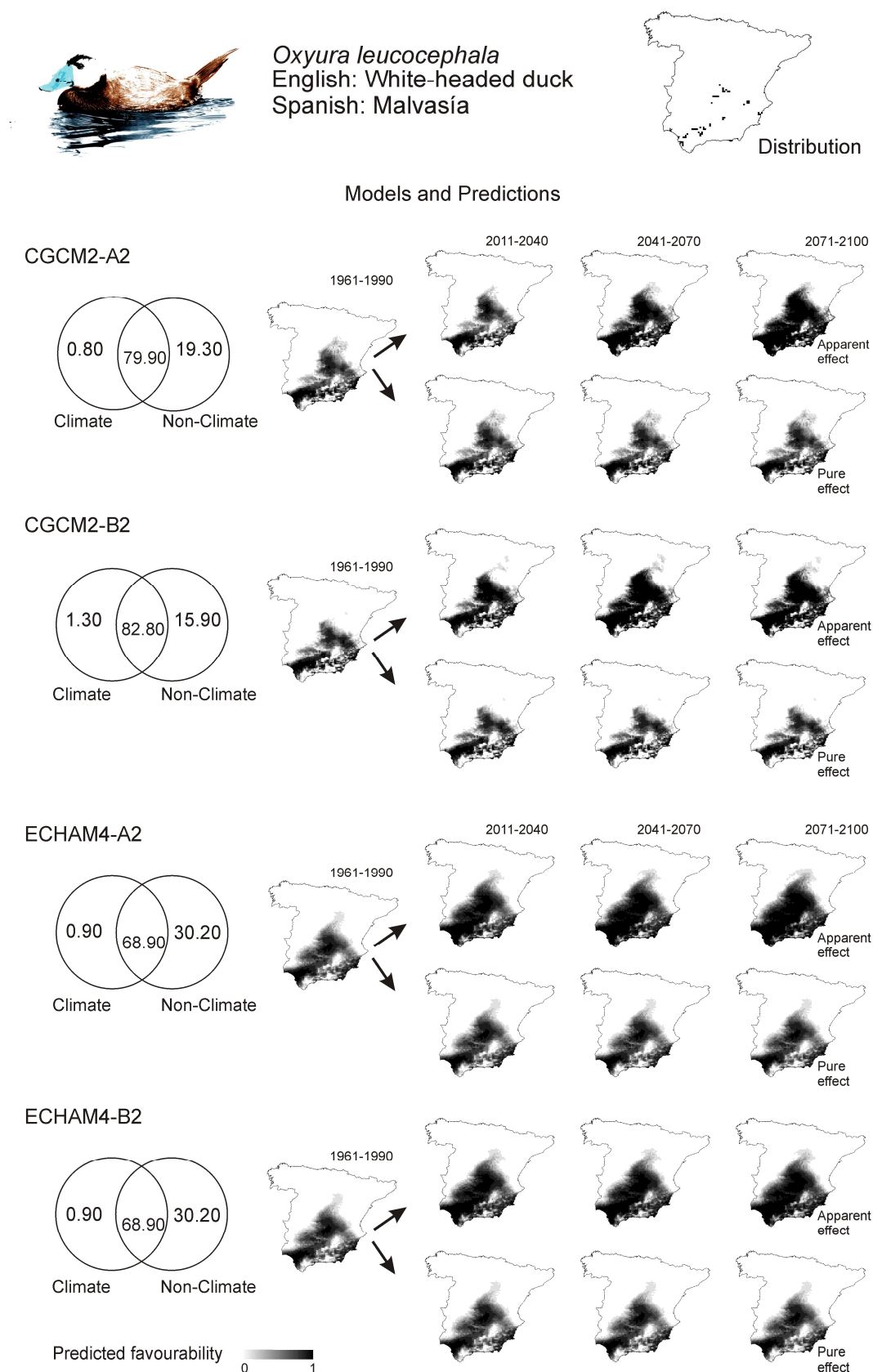


Distribution

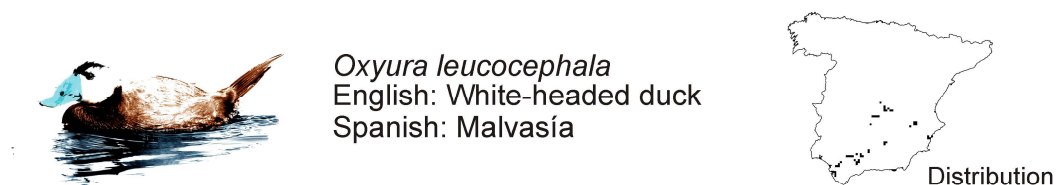
Uncertainty in distribution forecasts



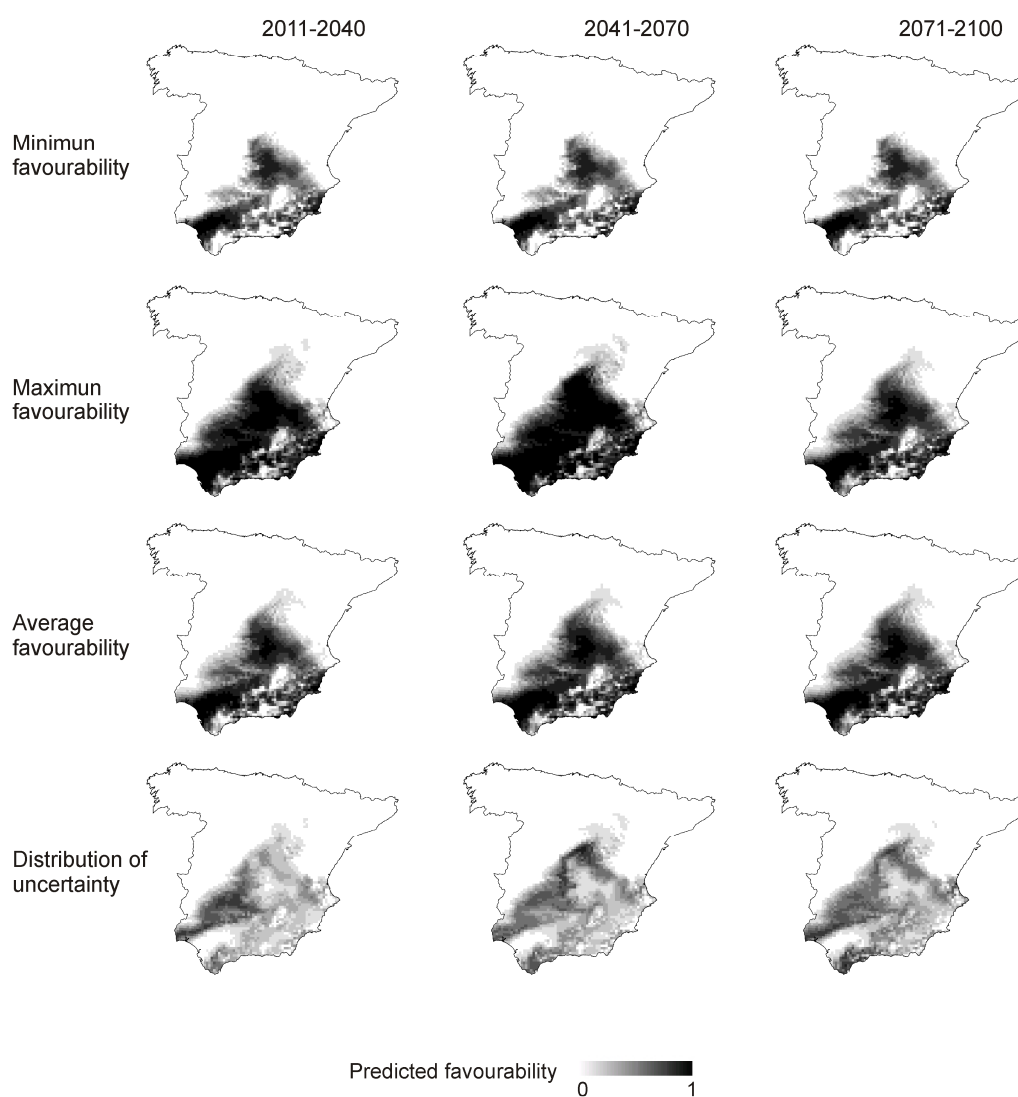
Apéndice 3.22. Partición de la variación y predicciones / Variation partitioning and predictions.



Apéndice 3.22 (cont.). Modelos de favorabilidad consensuada y distribución de la incertidumbre / Consensual favourability models and uncertainty in distribution forecasts.



Uncertainty in distribution forecasts



Apéndice 3.23. Partición de la variación y predicciones / Variation partitioning and predictions.



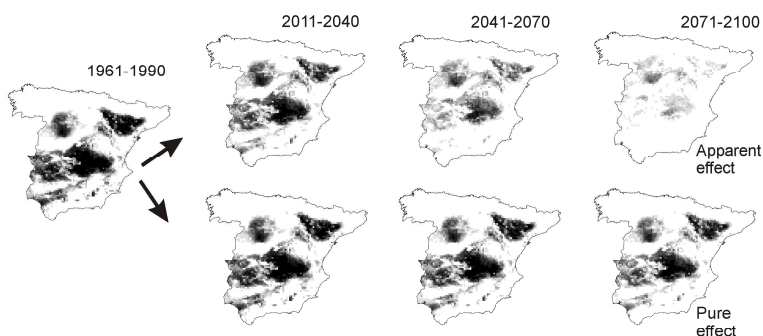
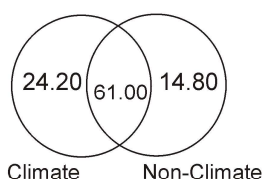
Pterocles alchata
English: Pin-tailed sandgrouse
Spanish: Ganga ibérica



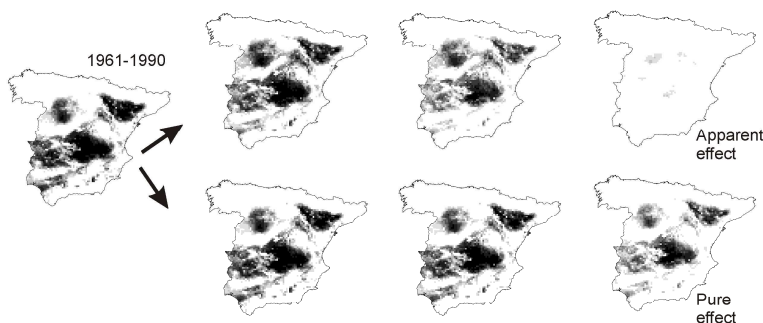
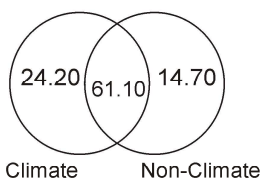
Distribution

Models and Predictions

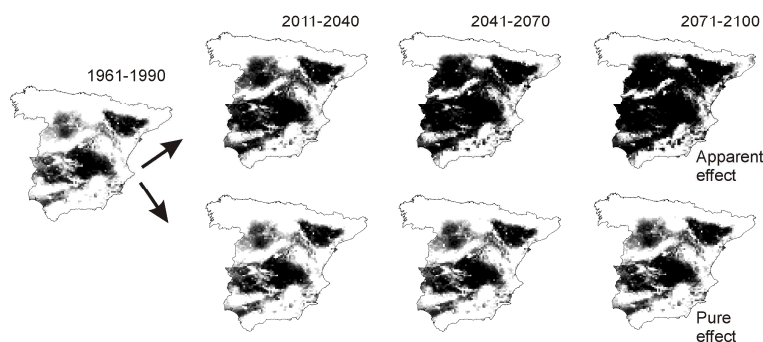
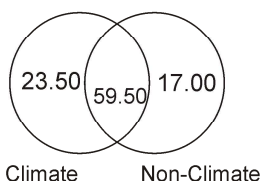
CGCM2-A2



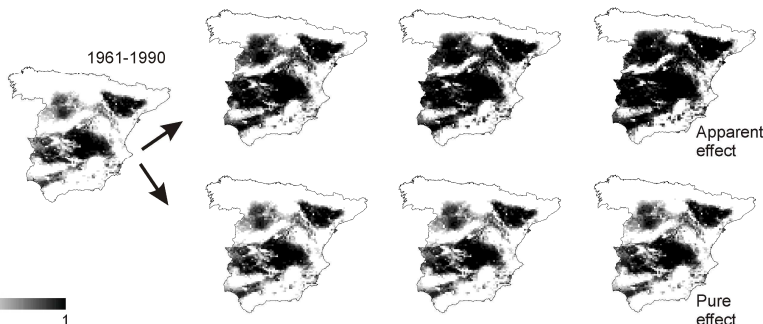
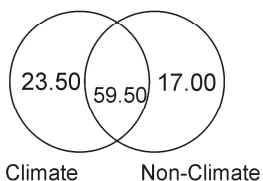
CGCM2-B2



ECHAM4-A2



ECHAM4-B2

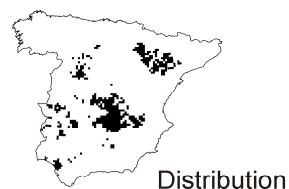


Predicted favourability 0 1

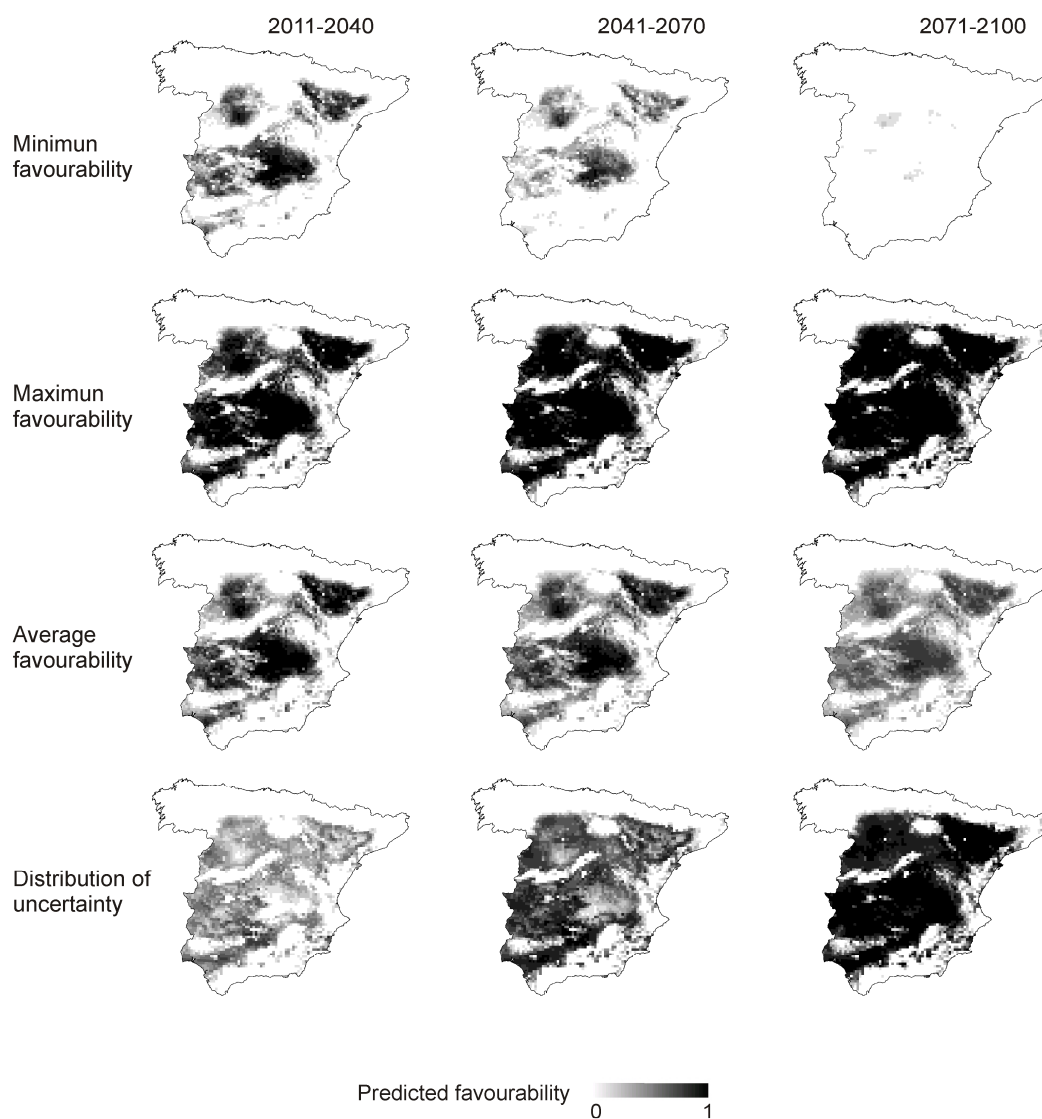
Apéndice 3.23 (cont.). Modelos de favorabilidad consensuada y distribución de la incertidumbre / Consensual favourability models and uncertainty in distribution forecasts.



Pterocles alchata
English: Pin-tailed sandgrouse
Spanish: Ganga ibérica



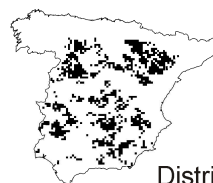
Uncertainty in distribution forecasts



Apéndice 3.24. Partición de la variación y predicciones / Variation partitioning and predictions.



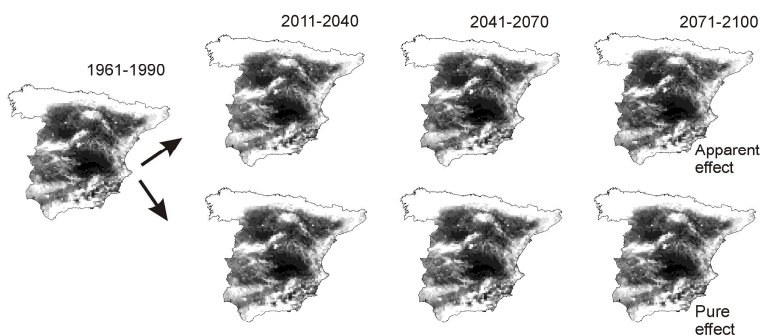
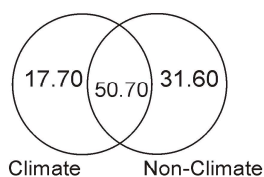
Pterocles orientalis
English: Black bellied sandgrouse
Spanish: Ganga ortega



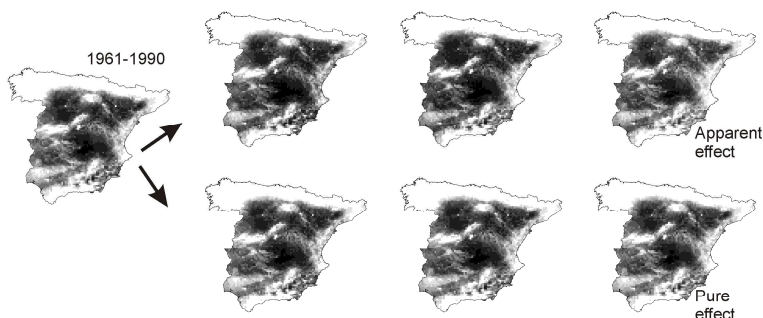
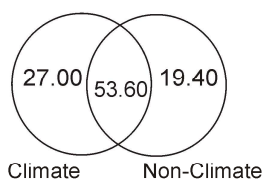
Distribution

Models and Predictions

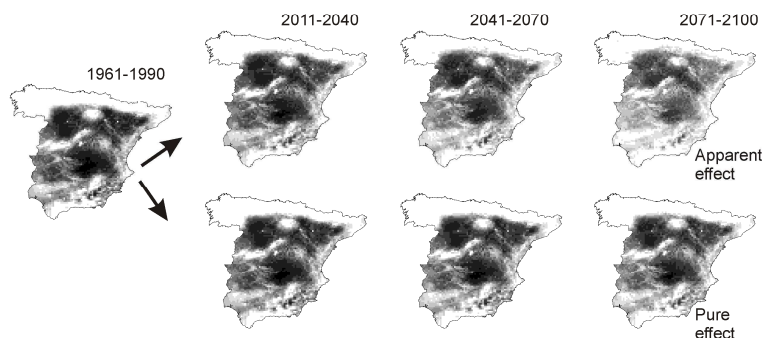
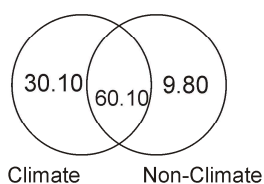
CGCM2-A2



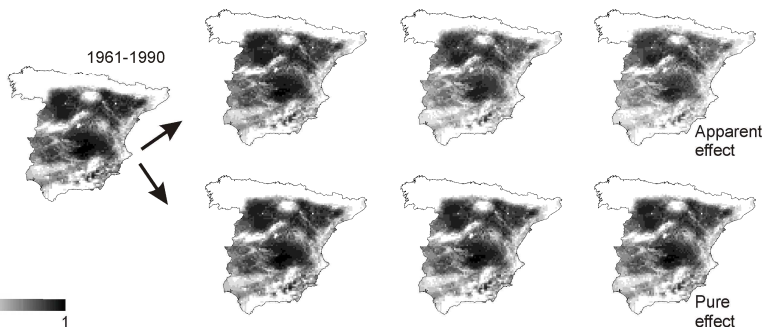
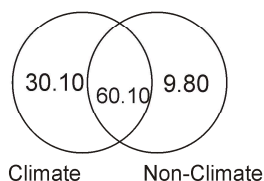
CGCM2-B2



ECHAM4-A2



ECHAM4-B2

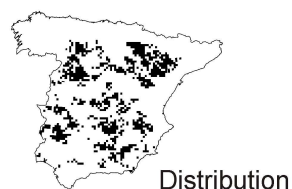


Predicted favourability 0 1

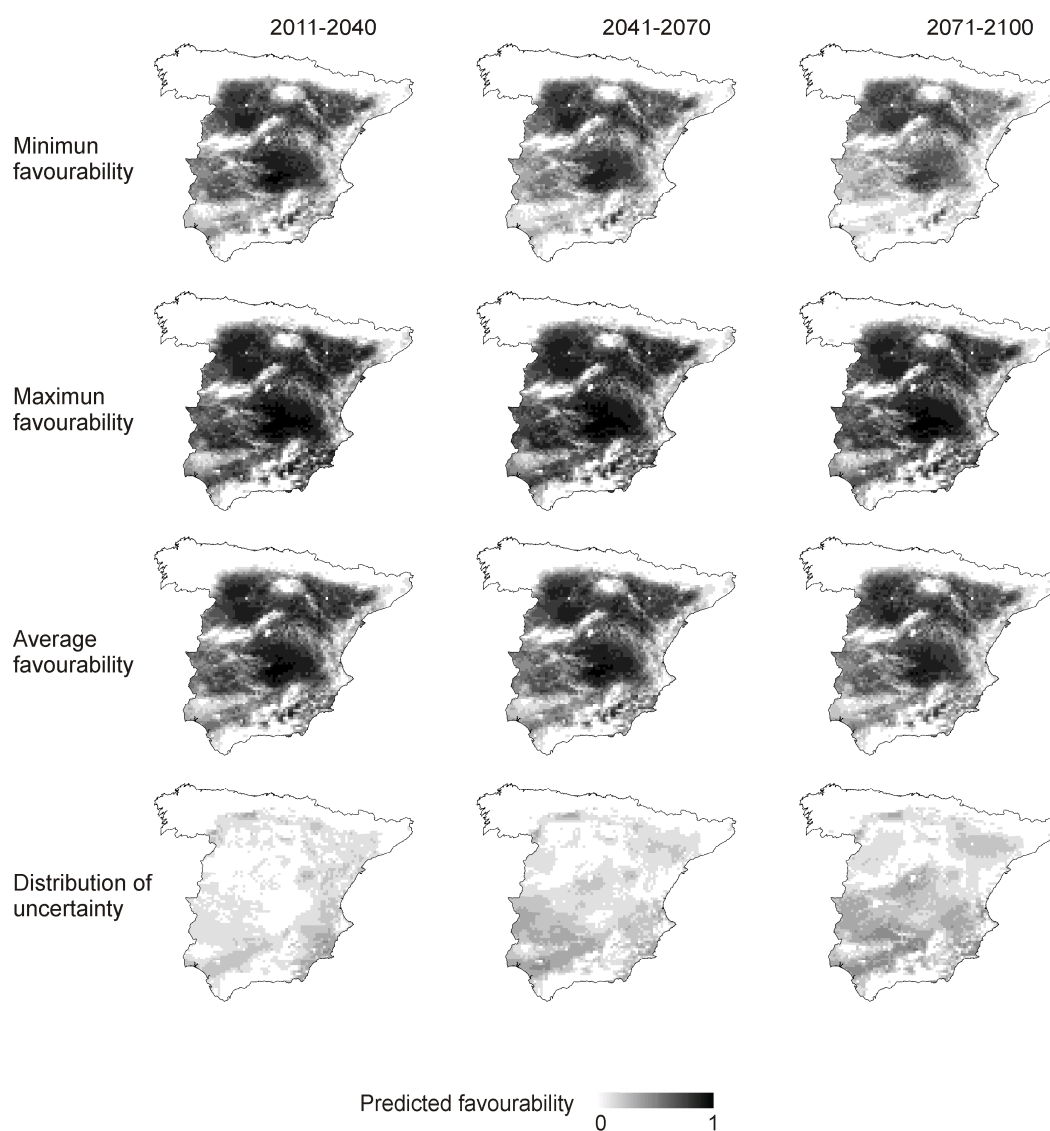
Apéndice 3.24 (cont.). Modelos de favorabilidad consensuada y distribución de la incertidumbre / Consensual favourability models and uncertainty in distribution forecasts.



Pterocles orientalis
English: Black bellied sandgrouse
Spanish: Ganga ortega



Uncertainty in distribution forecasts



Apéndice 3.25. Partición de la variación y predicciones / Variation partitioning and predictions.



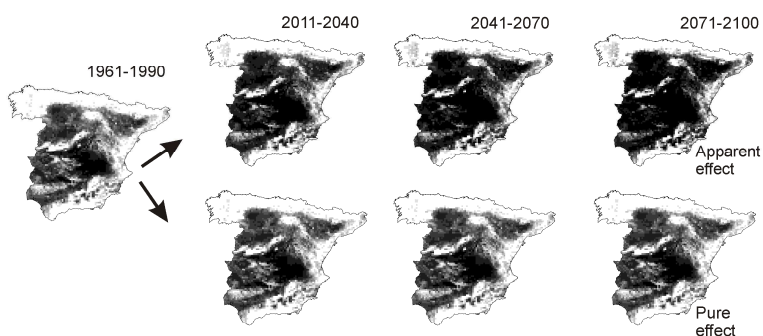
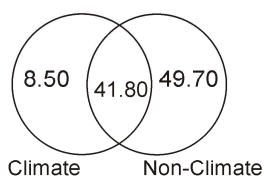
Tetrax tetrax
English: Little bustard
Spanish: Sisón común



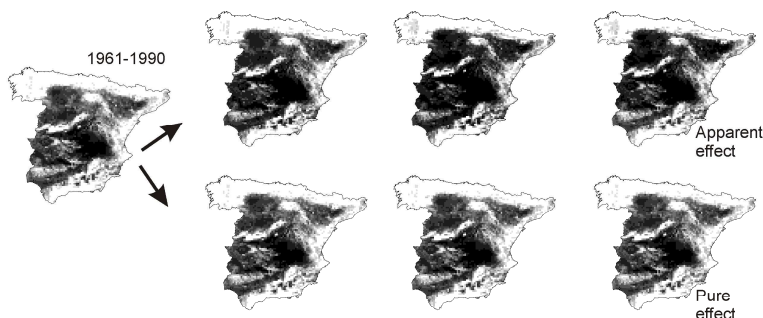
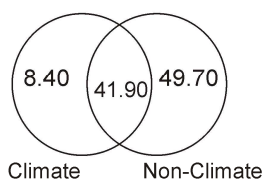
Distribution

Models and Predictions

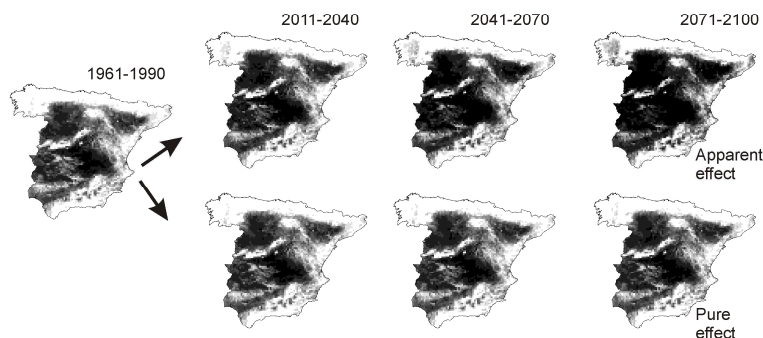
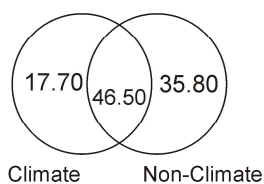
CGCM2-A2



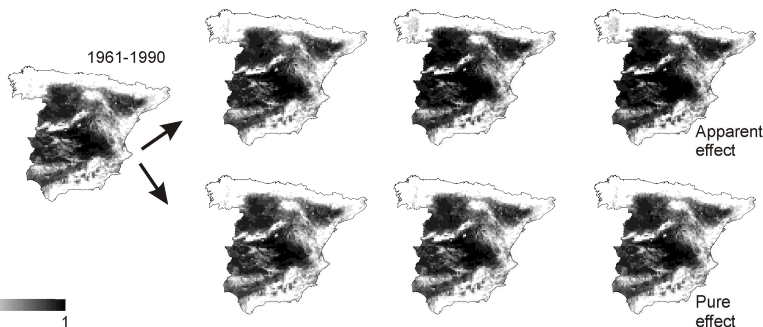
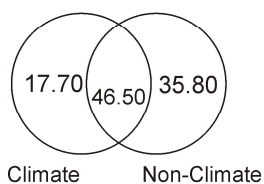
CGCM2-B2



ECHAM4-A2



ECHAM4-B2



Apéndice 3.25 (cont.). Modelos de favorabilidad consensuada y distribución de la incertidumbre / Consensual favourability models and uncertainty in distribution forecasts.

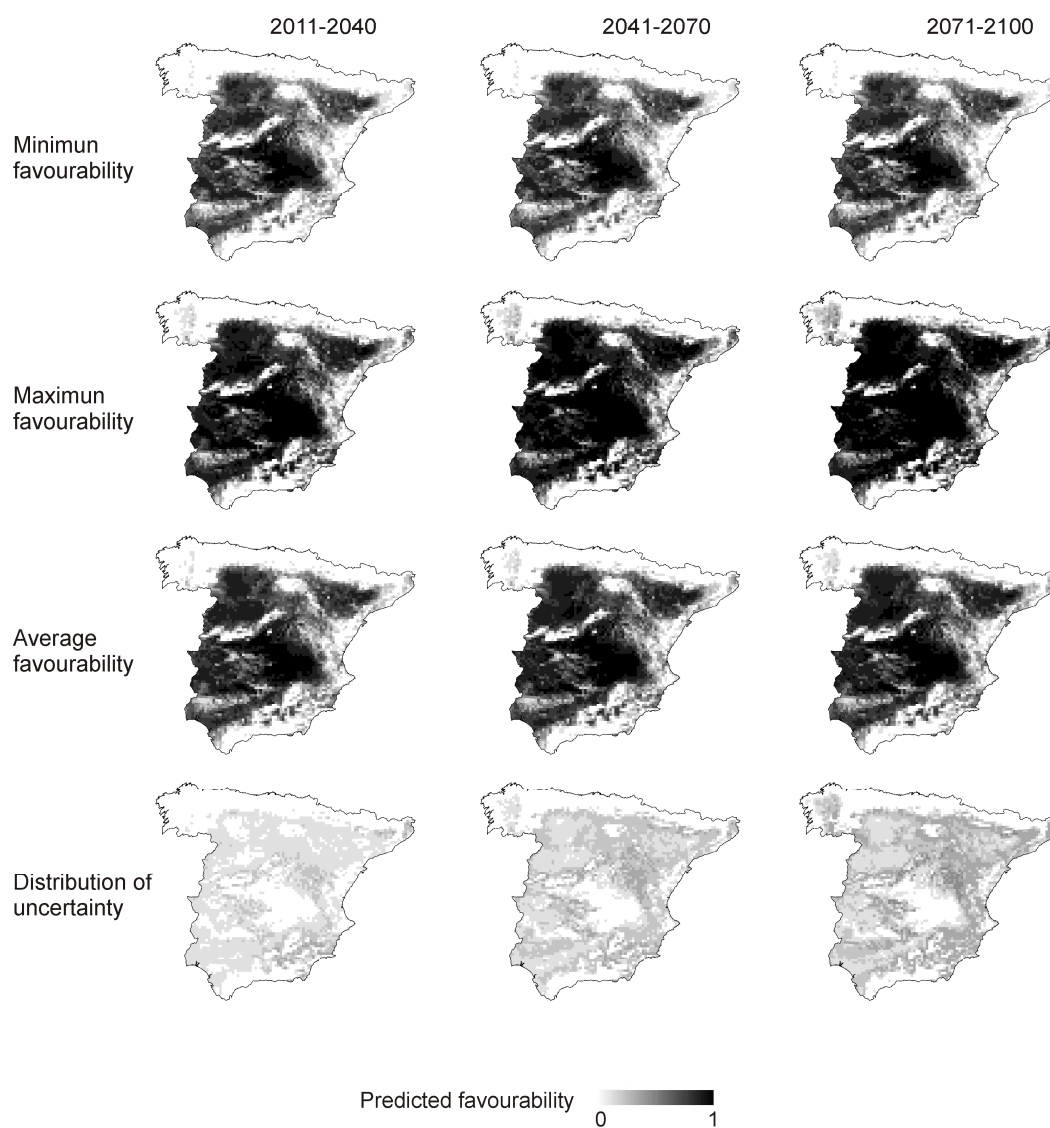


Tetrax tetrax
English: Little bustard
Spanish: Sisón común



Distribution

Uncertainty in distribution forecasts



Apéndice 3.26. Partición de la variación y predicciones / Variation partitioning and predictions.



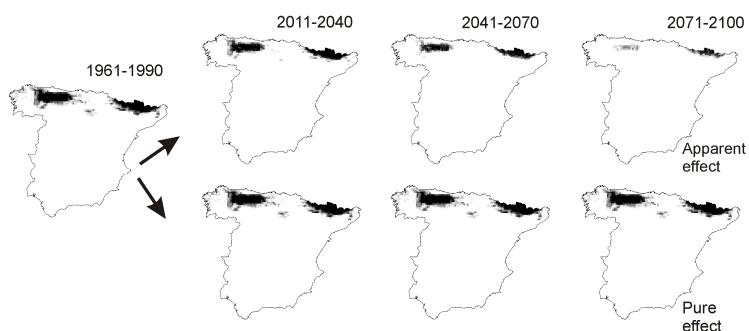
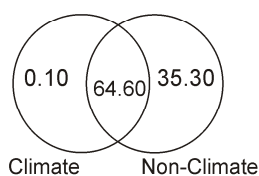
Tetrao urogallus
English: Western Capercaillie
Spanish: Urogallo



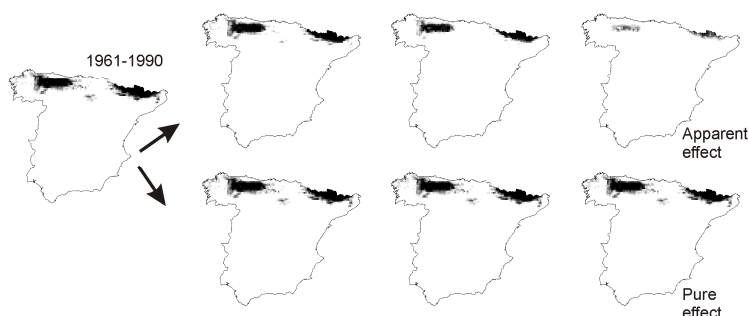
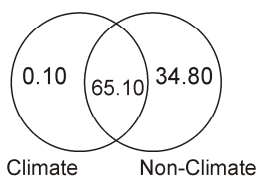
Distribution

Models and Predictions

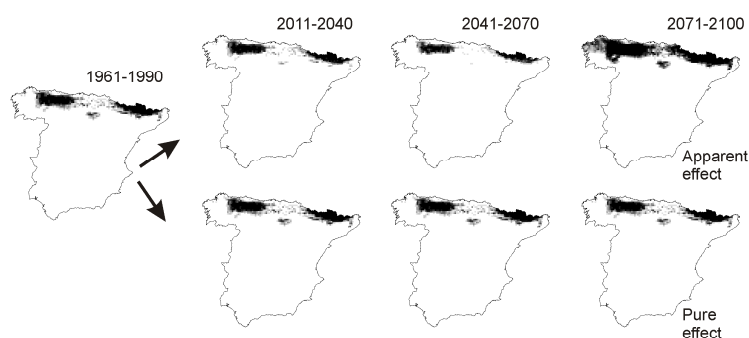
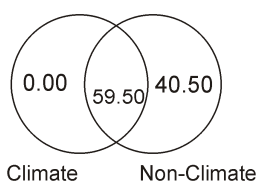
CGCM2-A2



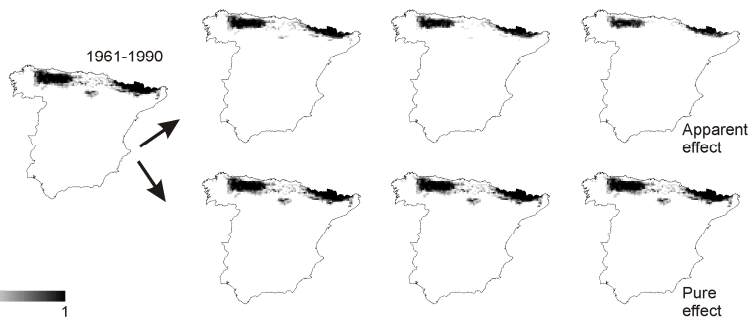
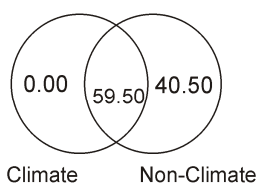
CGCM2-B2



ECHAM4-A2

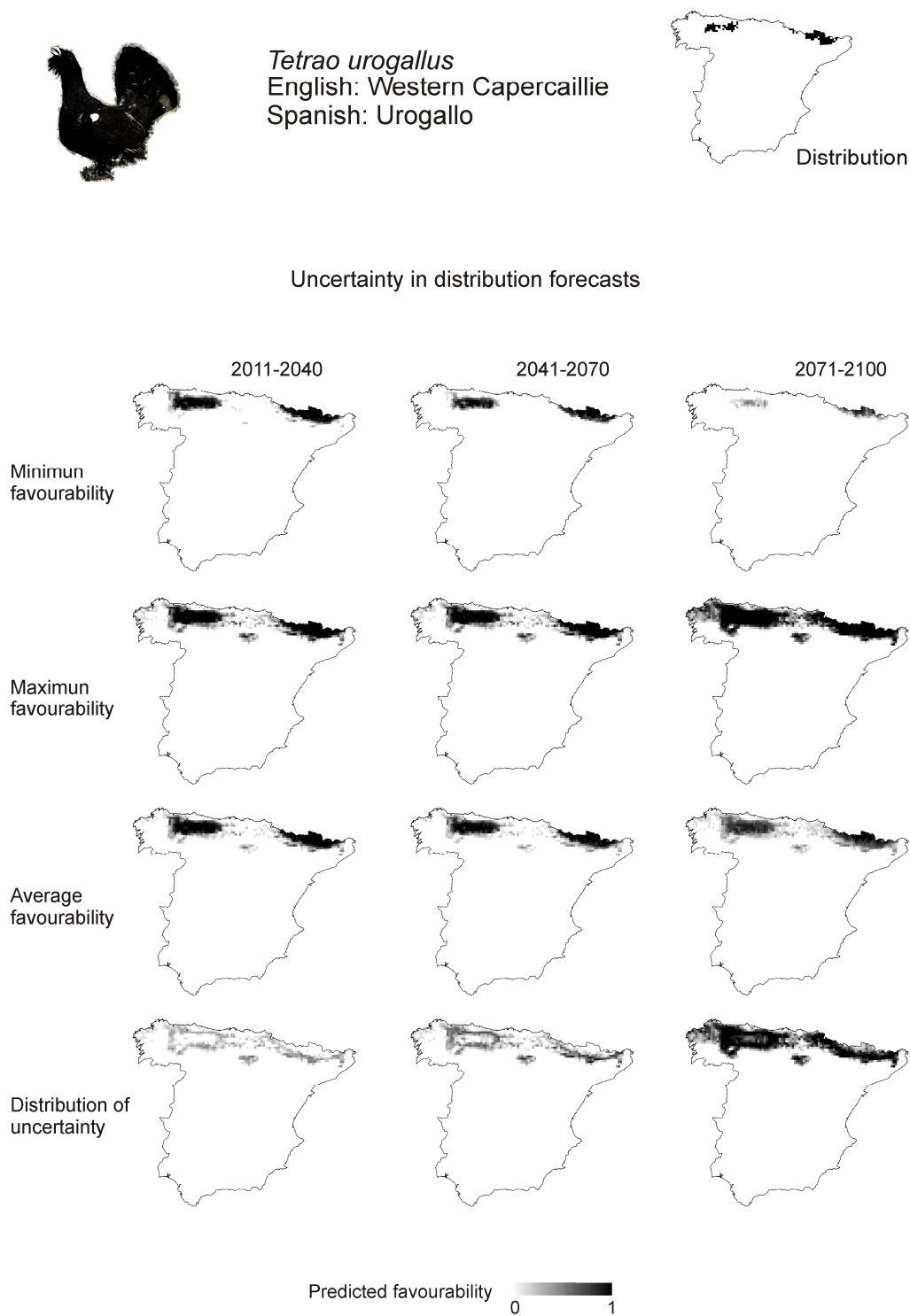


ECHAM4-B2



Predicted favourability 0 1

Apéndice 3.26 (cont.). Modelos de favorabilidad consensuada y distribución de la incertidumbre / Consensual favourability models and uncertainty in distribution forecasts.



Apéndice 3.27. Partición de la variación y predicciones / Variation partitioning and predictions.



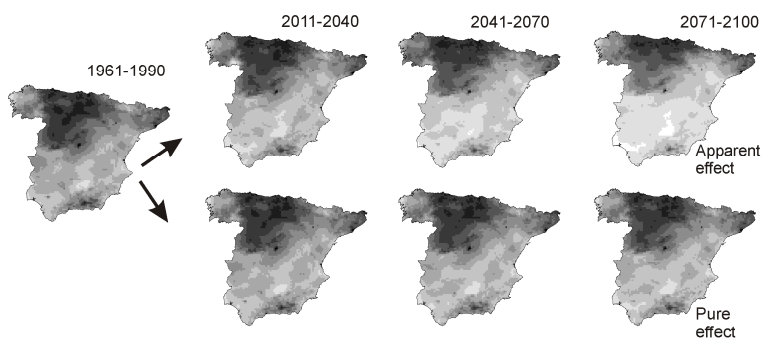
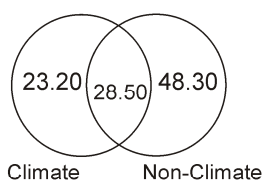
Arvicola sapidus
English: Southern water vole
Spanish: Rata de agua



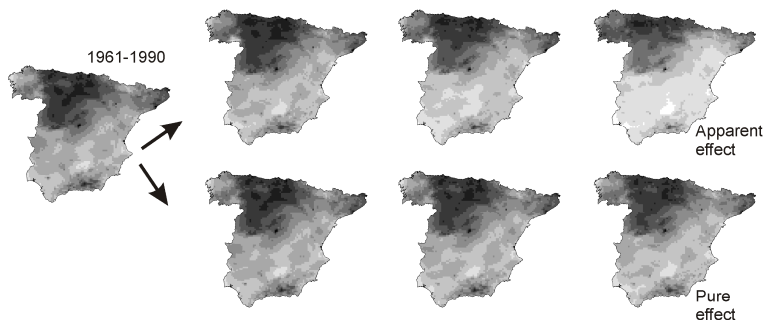
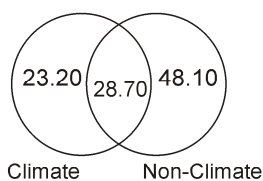
Distribution

Models and Predictions

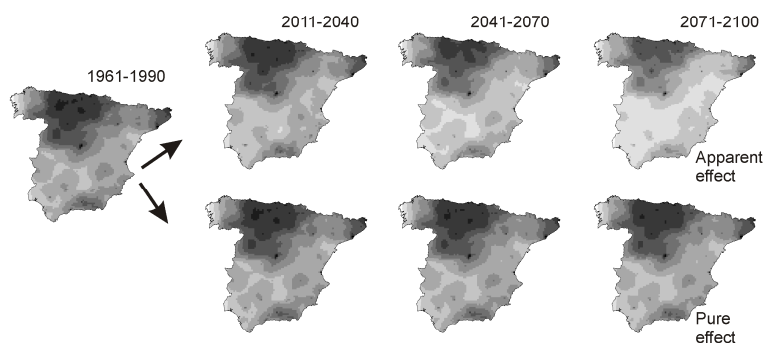
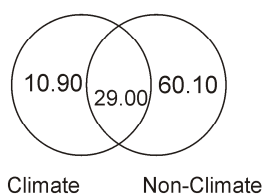
CGCM2-A2



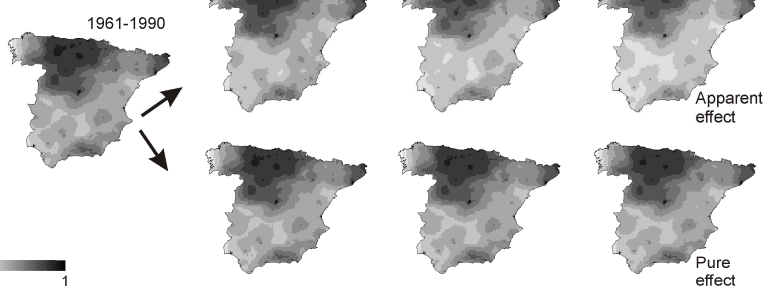
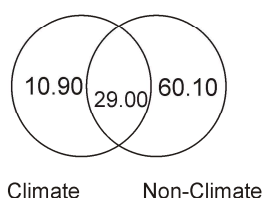
CGCM2-B2



ECHAM4-A2



ECHAM4-B2



Predicted favourability 0 1

Apéndice 3.27 (cont.). Modelos de favorabilidad consensuada y distribución de la incertidumbre / Consensual favourability models and uncertainty in distribution forecasts.

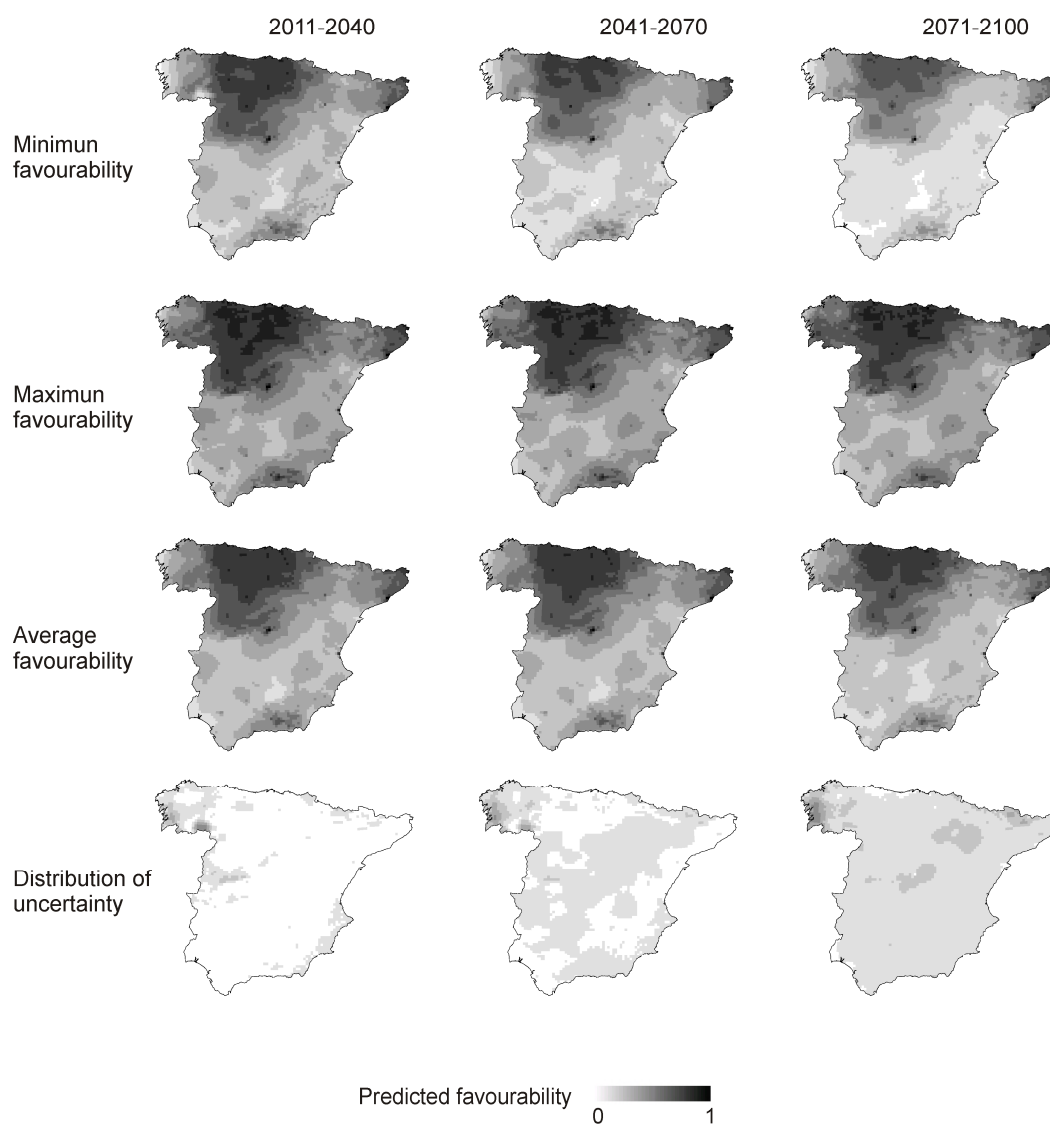


Arvicola sapidus
English: Southern water vole
Spanish: Rata de agua

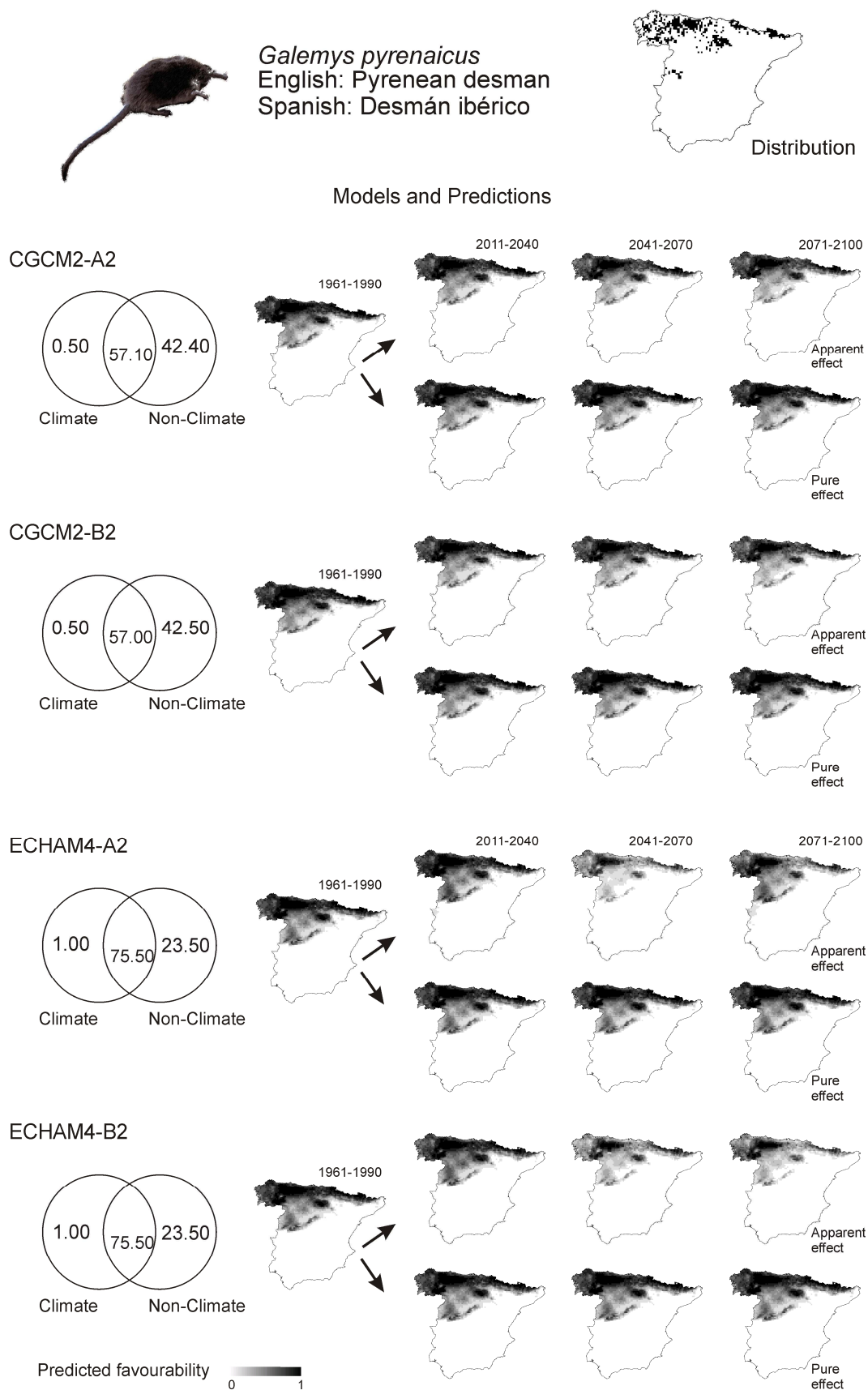


Distribution

Uncertainty in distribution forecasts



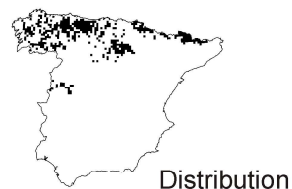
Apéndice 3.28. Partición de la variación y predicciones / Variation partitioning and predictions.



Apéndice 3.28 (cont.). Modelos de favorabilidad consensuada y distribución de la incertidumbre / Consensual favourability models and uncertainty in distribution forecasts.

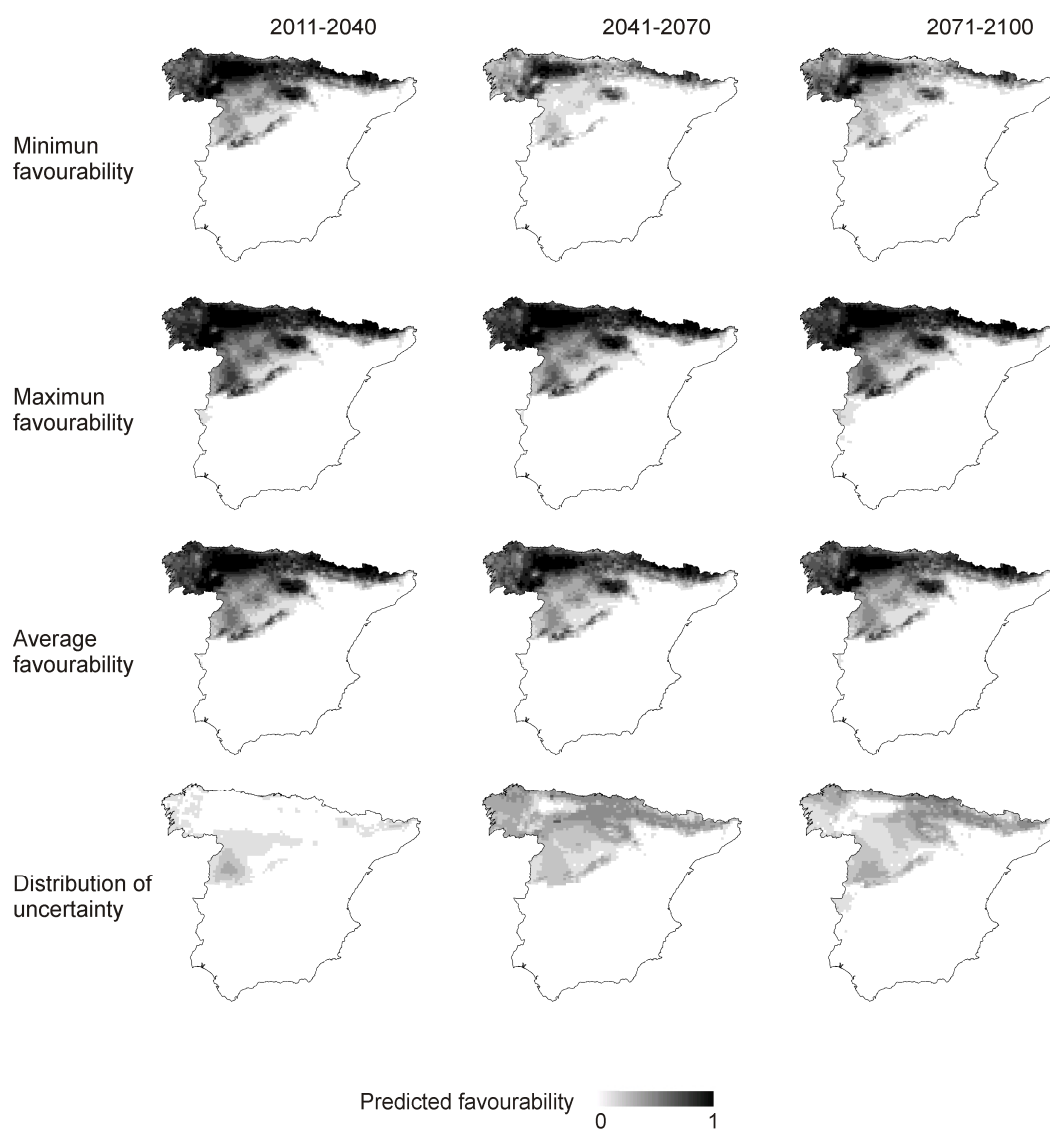


Galemys pyrenaicus
English: Pyrenean desman
Spanish: Desmán ibérico



Distribution

Uncertainty in distribution forecasts



Apéndice 3.29. Partición de la variación y predicciones / Variation partitioning and predictions.



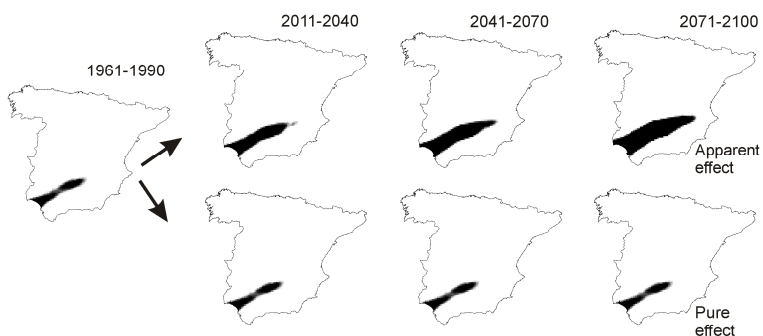
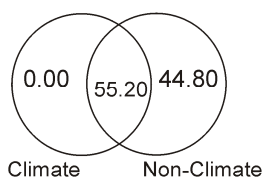
Lynx pardinus
English: Iberian Lynx
Spanish: Lince ibérico



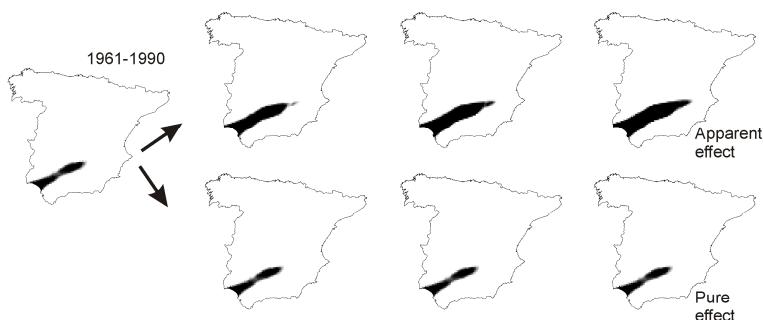
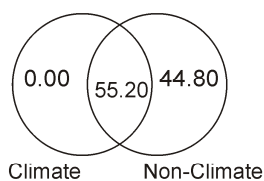
Distribution

Models and Predictions

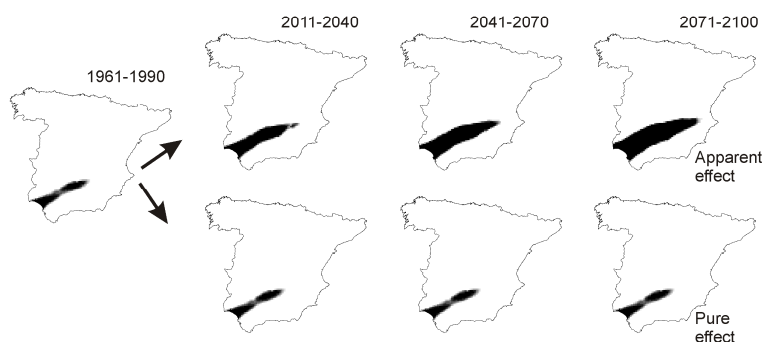
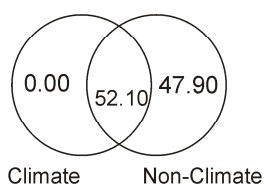
CGCM2-A2



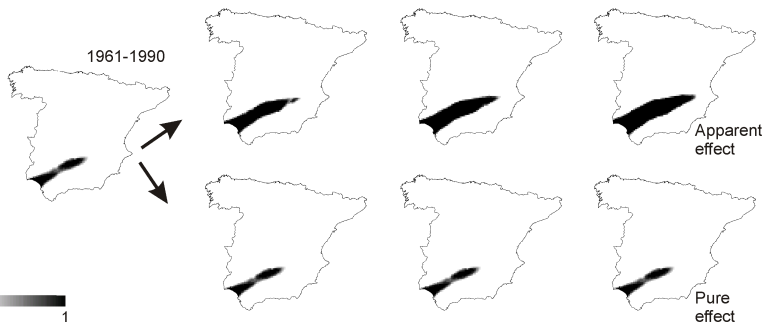
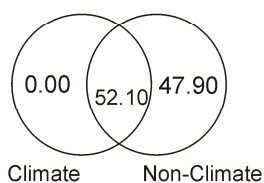
CGCM2-B2



ECHAM4-A2



ECHAM4-B2



Predicted favourability 0 1

Apéndice 3.29 (cont.). Modelos de favorabilidad consensuada y distribución de la incertidumbre / Consensual favourability models and uncertainty in distribution forecasts.

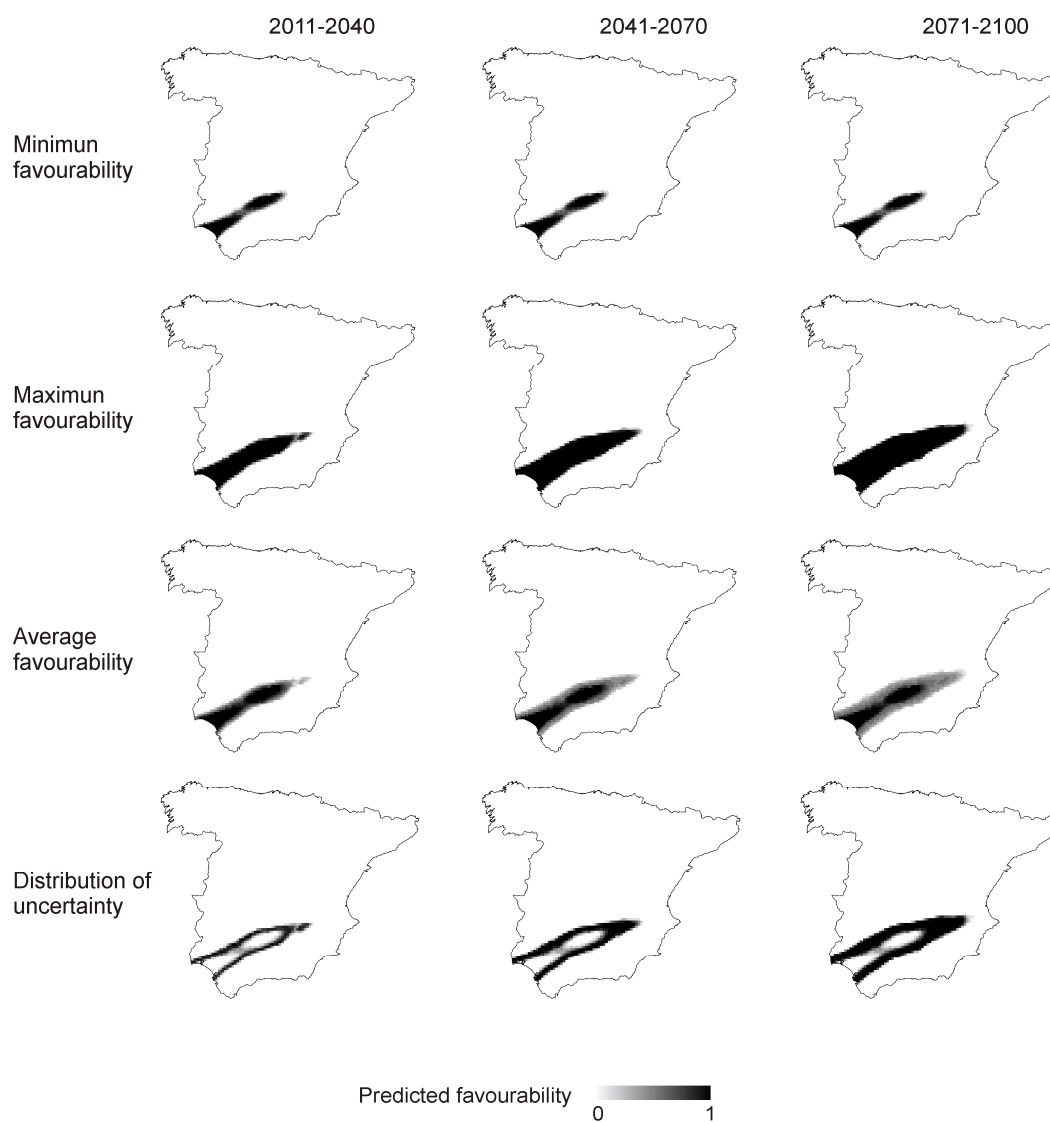


Lynx pardinus
English: Iberian Lynx
Spanish: Lince ibérico



Distribution

Uncertainty in distribution forecasts



Apéndice 3.30. Partición de la variación y predicciones / Variation partitioning and predictions.



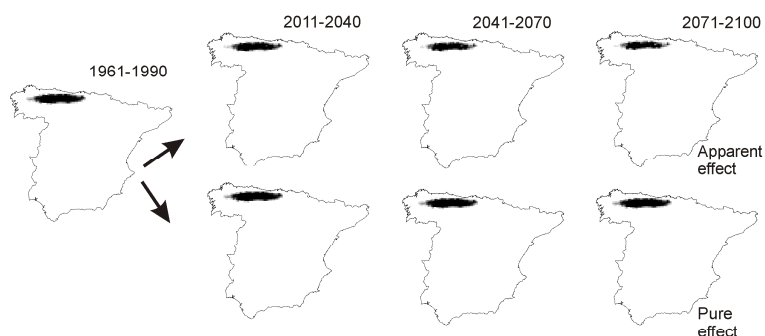
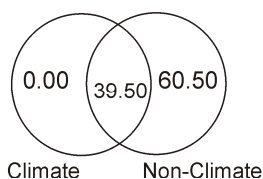
Lepus castroviejo
English: Broom hare
Spanish: Liebre de pioral



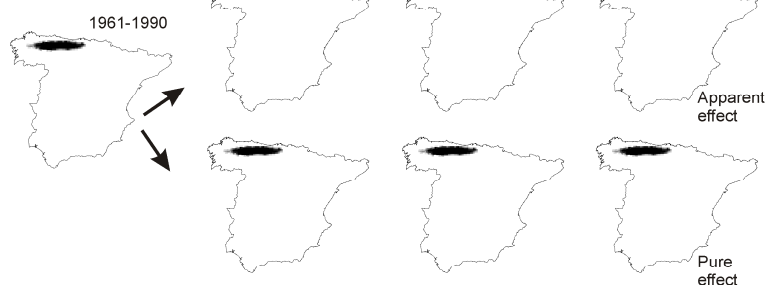
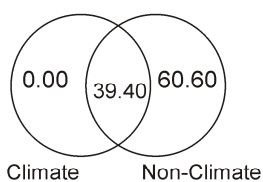
Distribution

Models and Predictions

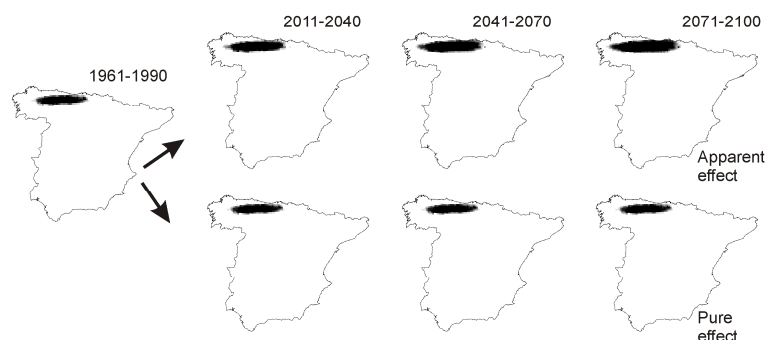
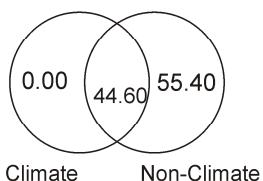
CGCM2-A2



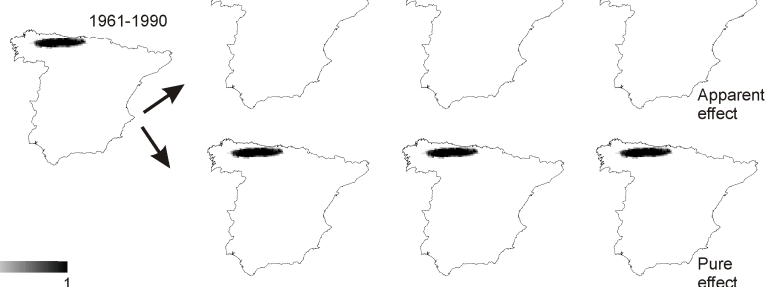
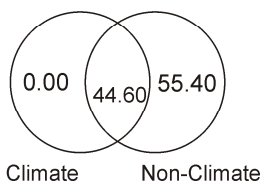
CGCM2-B2



ECHAM4-A2



ECHAM4-B2



Predicted favourability 0 1

Apéndice 3.30 (cont.). Modelos de favorabilidad consensuada y distribución de la incertidumbre / Consensual favourability models and uncertainty in distribution forecasts.

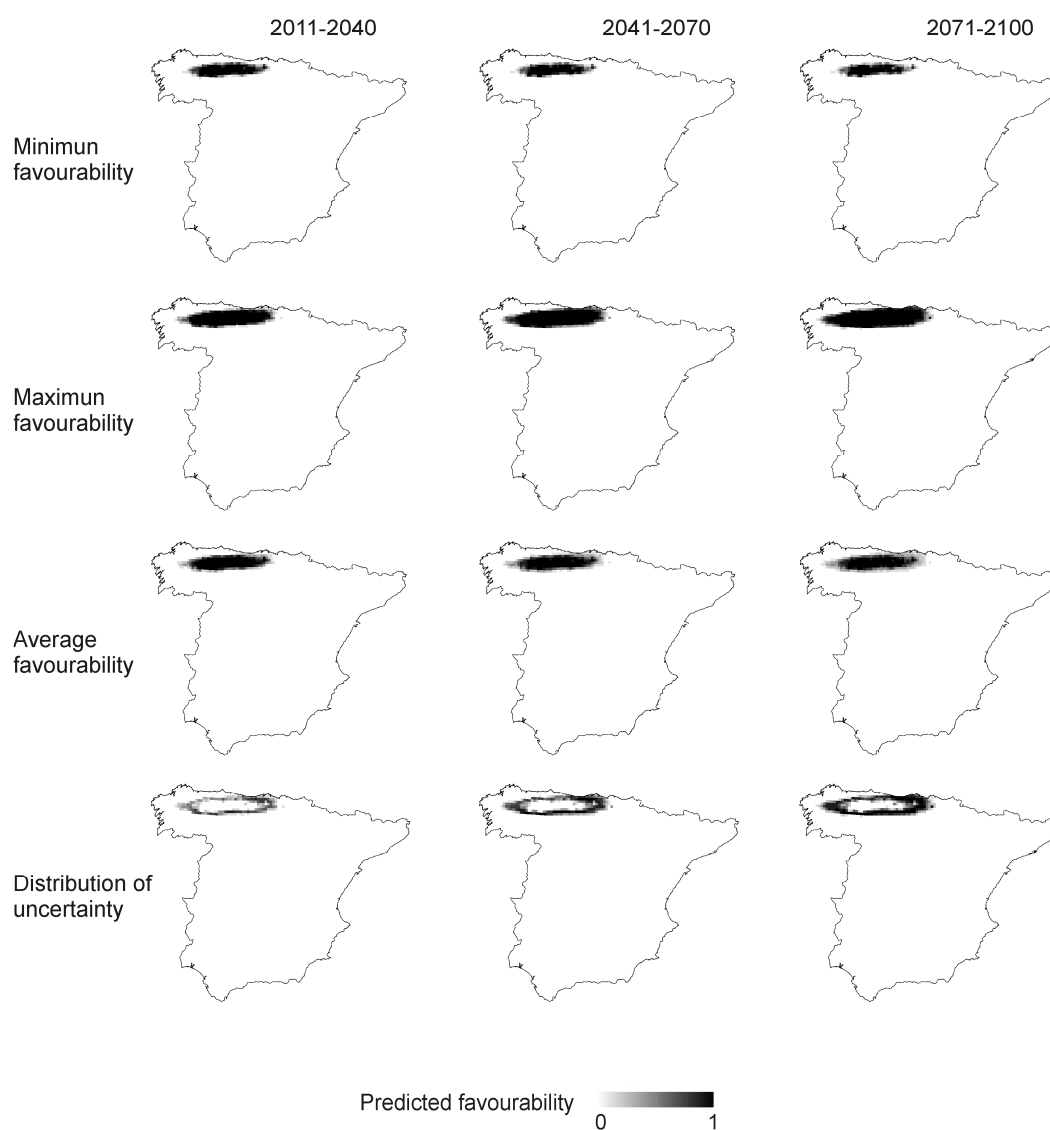


Lepus castroviejo
English: Broom hare
Spanish: Liebre de piornal



Distribution

Uncertainty in distribution forecasts



Apéndice 3.31. Partición de la variación y predicciones / Variation partitioning and predictions.



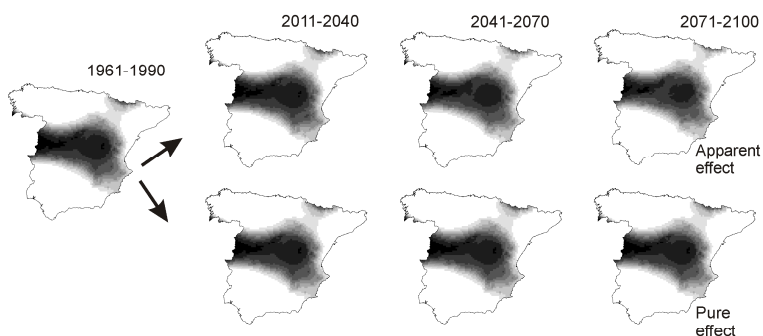
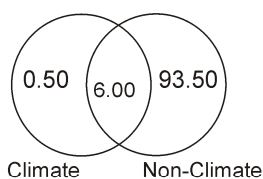
Microtus cabreræ
English: Cinereous vulture
Spanish: Buitre negro



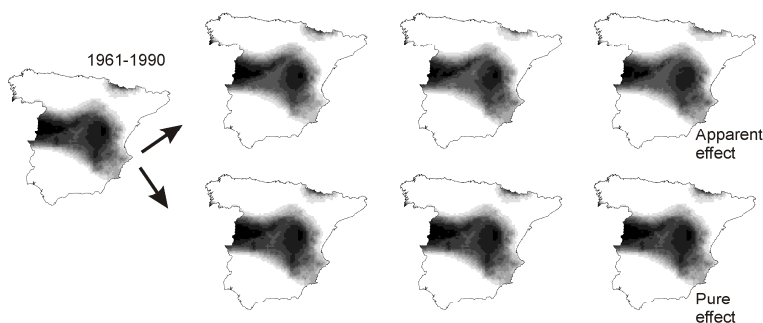
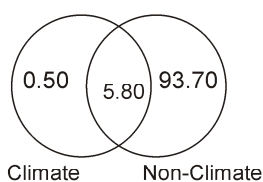
Distribution

Models and Predictions

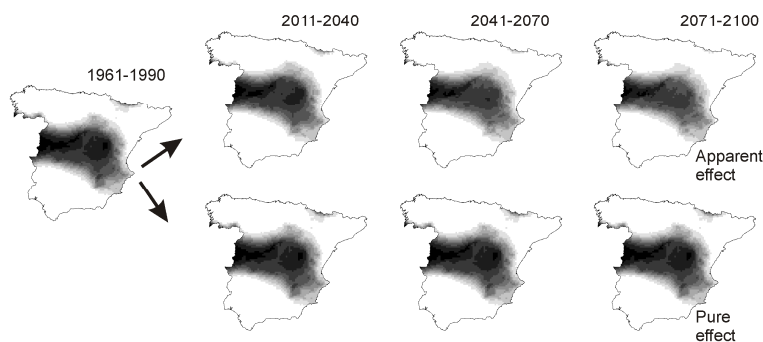
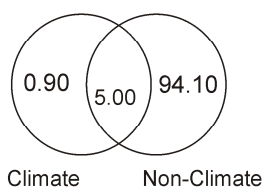
CGCM2-A2



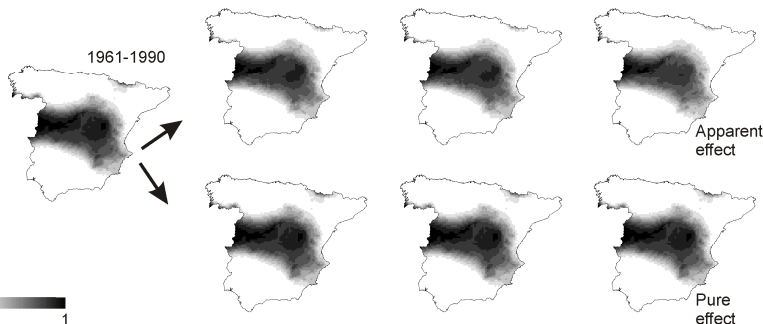
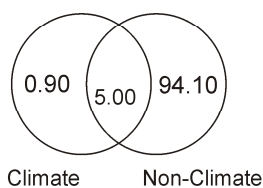
CGCM2-B2



ECHAM4-A2



ECHAM4-B2



Predicted favourability 0 1

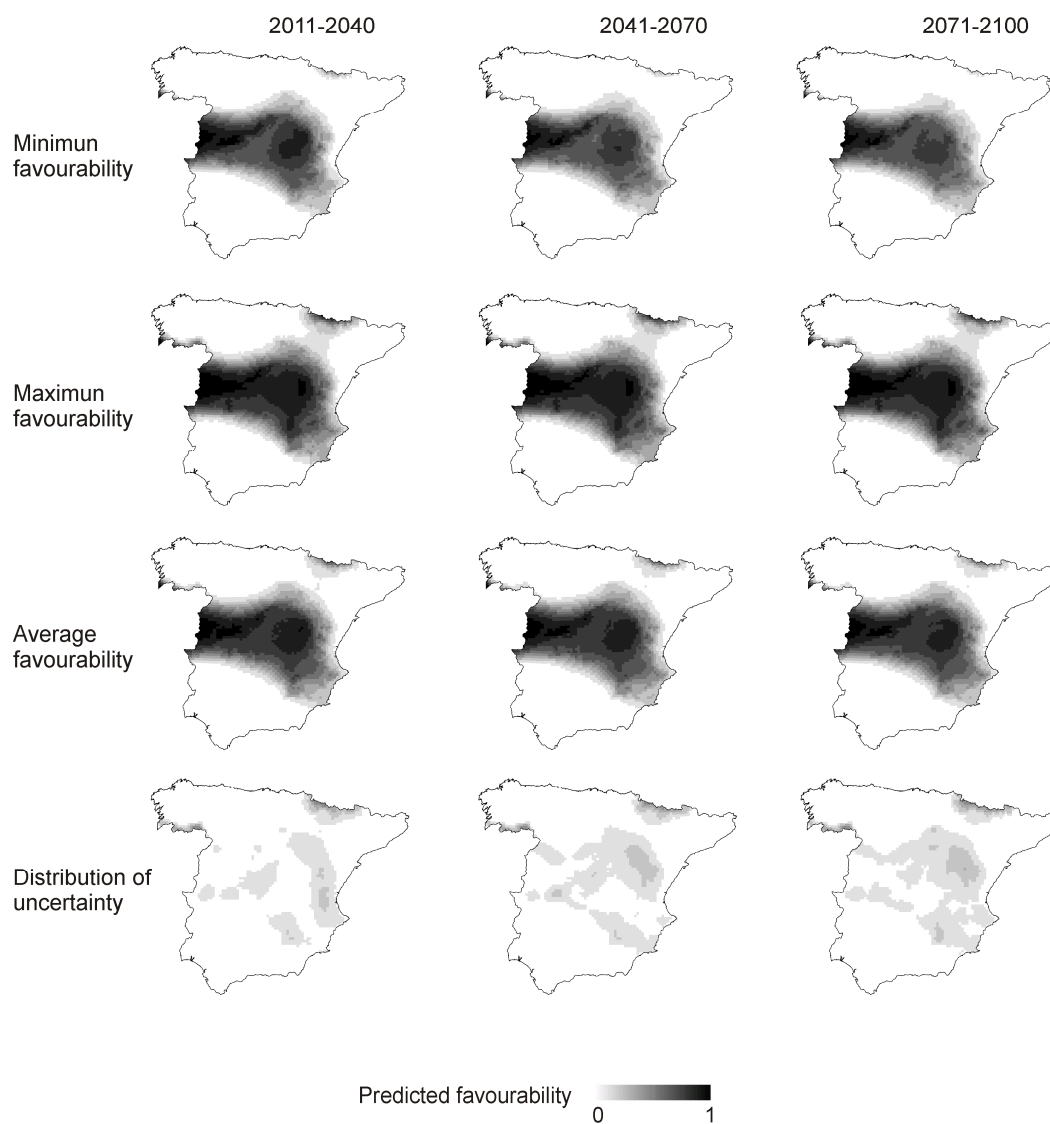
Apéndice 3.31 (cont.). Modelos de favorabilidad consensuada y distribución de la incertidumbre / Consensual favourability models and uncertainty in distribution forecasts.



Microtus cabrerai
English: Cinereous vulture
Spanish: Buitre negro



Uncertainty in distribution forecasts



Apéndice 3.32. Partición de la variación y predicciones / Variation partitioning and predictions.



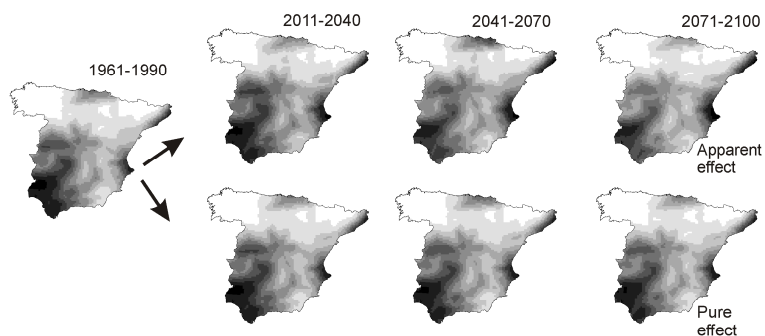
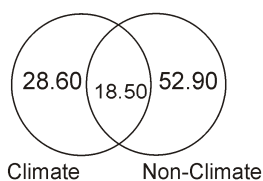
Rhinolophus mehelyi
English: Mehely's horseshoe bat
Spanish: Murciélago mediano de herradura



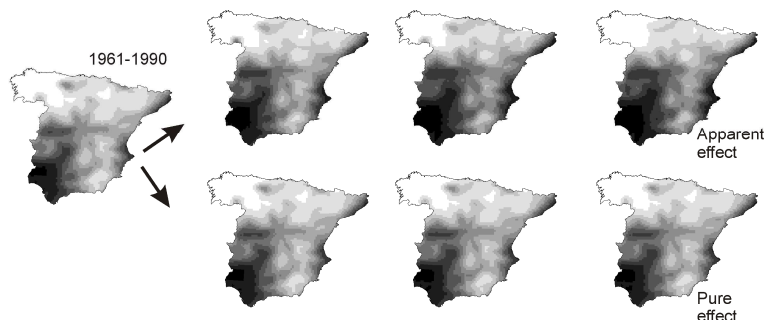
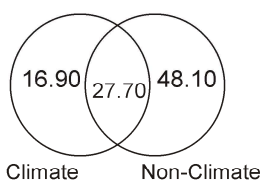
Distribution

Models and Predictions

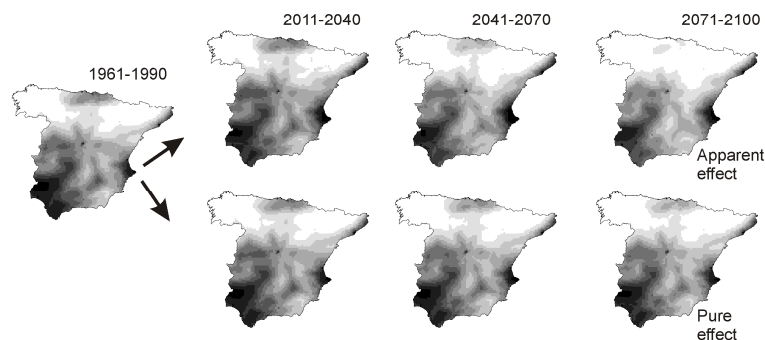
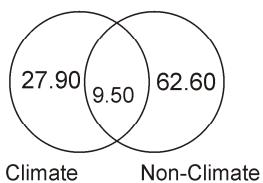
CGCM2-A2



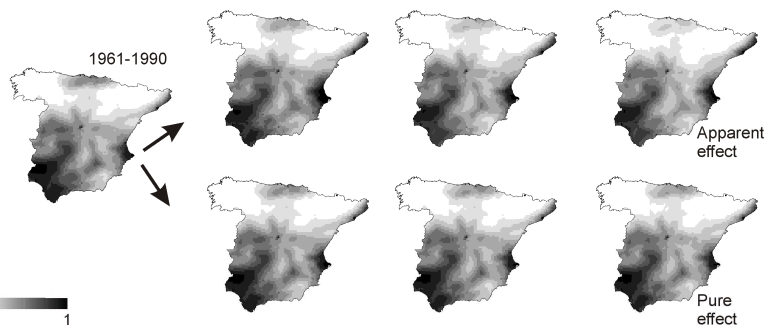
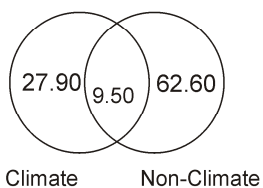
CGCM2-B2



ECHAM4-A2



ECHAM4-B2

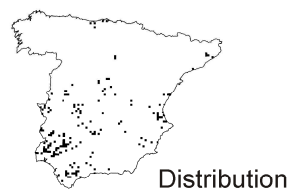


Predicted favourability 0 1

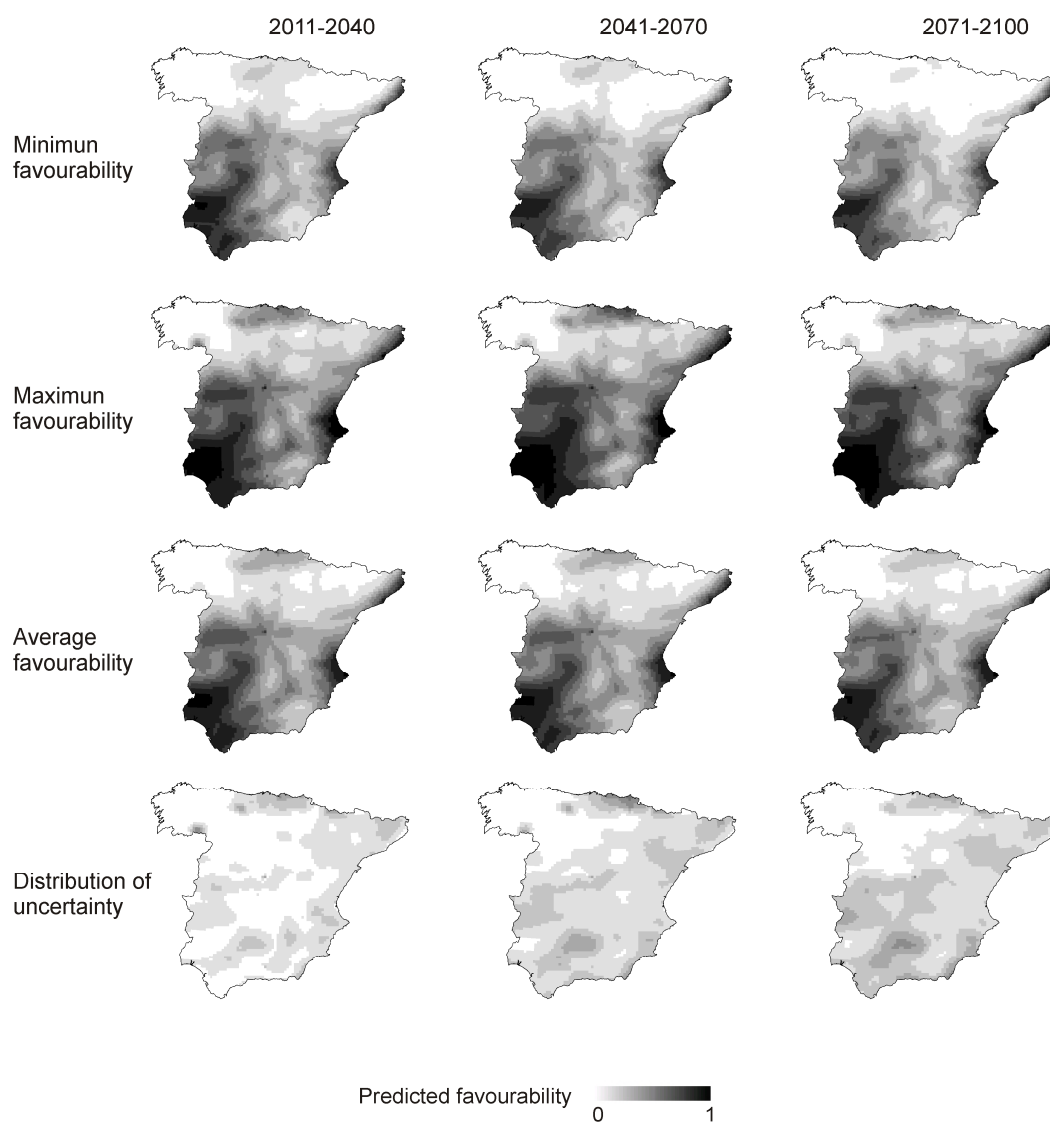
Apéndice 3.32 (cont.). Modelos de favorabilidad consensuada y distribución de la incertidumbre / Consensual favourability models and uncertainty in distribution forecasts.



Rhinolophus mehelyi
English: Mehely's horseshoe bat
Spanish: Murciélago mediano de herradura



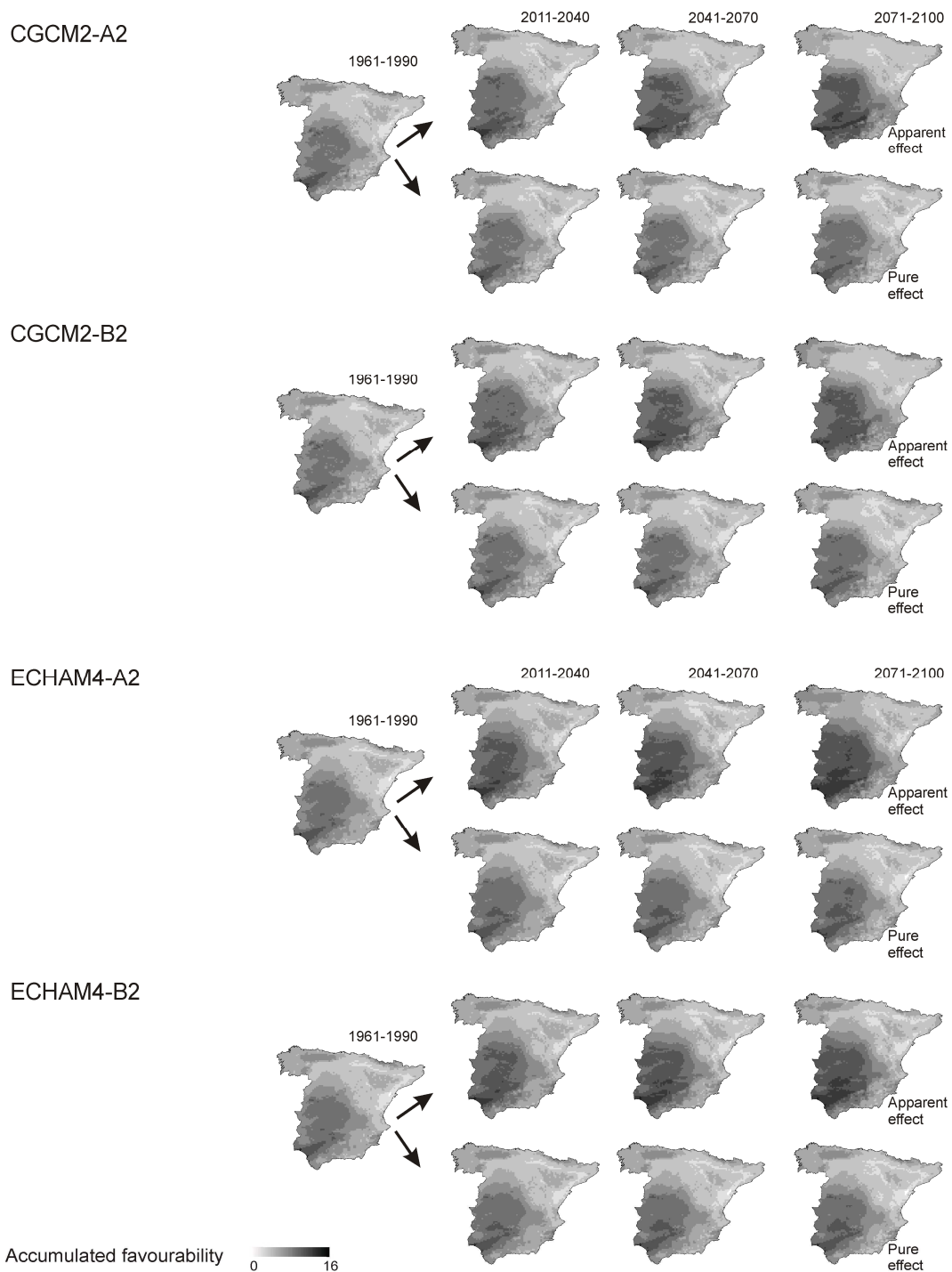
Uncertainty in distribution forecasts



Apéndice 4. A continuación se representa gráficamente la *favorabilidad acumulada* en cada cuadrícula, para las n especies consideradas en los análisis del capítulo 8. Asimismo, se representa el *índice de diversidad* obtenido según los distintos modelos de *favorabilidad consensuada*, así como la *incertidumbre acumulada* en los distintos periodos del siglo XXI.

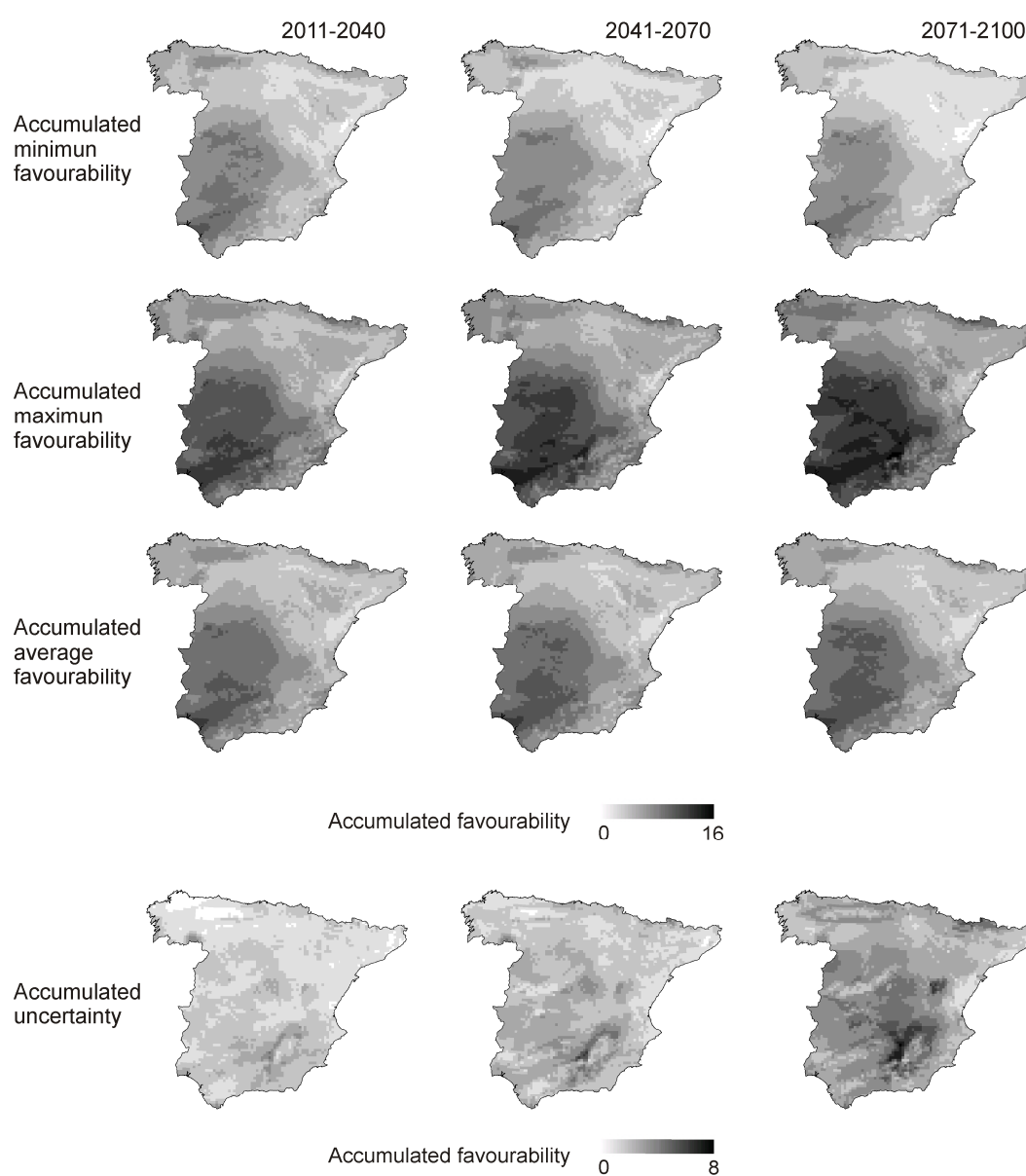
Apéndice 4. Favorabilidad acumulada en los vertebrados amenazados de España peninsular / Accumulated favourability in threatened vertebrates in mainland Spain.

Accumulated favourability



Apéndice 4 (cont.). Índices de diversidad en los modelos de favorabilidad consensuada e incertidumbre acumulada / Diversity indexes in the different accumulated consensual favourabilities and accumulated uncertainty.

Accumulated favourability



Producción científica asociada a la presente tesis doctoral / Scientific output of the PhD thesis

A continuación se detalla la producción científica que ha resultado de la elaboración de la presente tesis doctoral / The scientific production resulting from the elaboration of this dissertation is detailed below:

1. **Romero, D.**, Olivero, J. & Real, R. In preparation. Uncertainty on distribution models of the vertebrates threatens species in mainland Spain.
2. **Romero, D.**, Olivero, J., Brito, J. C. & Real, R. Sent. Comparison of approaches to combine species distribution models.
3. **Romero, D.**, Ferri-Yáñez, F., Báez, J. C., Bellido, J. J. & Real, R. 2014. Modelling favourability for invasive species encroachment to identify areas of native species vulnerability. The Scientific World Journal. TSWJ. Doi: 10.1155/2014/519710. **FI: 1.219**, la 16/55 en Ciencias Multidisciplinares, **Q2**.
4. **Romero, D.**, Olivero, J., Márquez, A. M., Báez, J. C. & Real, R. 2013. Uncertainty in distribution forecasts caused by taxonomic ambiguity under climate change scenarios: a case study with two newt species in mainland Spain. Journal of Biogeography, 41: 111–121. Doi: 10.1111/jbi.12189. **FI: 4.969**, la 2/46 en Geografía Física, **Q1**.
5. Real, R., **David, R.** & Márquez, A. L. 2013. Estimating how inflated or obscured effects of climate affect forecasted species distribution. PLoS One. Doi: 10.1371/journal.pone.0053646. **FI: 3.534**, la 8/55 en Ciencias Multidisciplinares, **Q1**.
6. **Romero, D.**, Olivero, J. & Real, R. 2012. Comparative assessment of different methods for using land-cover variables for distribution modelling of *Salamandra salamandra longirostris*. Environmental conservation, 40: 48–59. Doi: <http://dx.doi.org/10.1017/S037689291000227>. **FI: 2.320**, la 12/41 en Conservación de la Biodiversidad, **Q2**.

7. **Romero, D.**, Báez, J. C., Ferri-Yáñez, F., Bellido, J. J., Castillo, J. J. & Real, R. 2011. Nuevas citas de *Mauremys leprosa* y *Trachemys scripta* en la provincia de Málaga. Boletín de la Asociación Herpetológica Española, 22: 104–107.

8. **Romero, D.**, Ferri-Yáñez, F., Báez, J. C. & Real, R. 2010. Indicios de reproducción de *Trachemys scripta elegans* en lagunas de Málaga. Boletín de la Asociación Herpetológica Española, 21: 100–101.

Otras publicaciones, de ámbito científico y/o divulgativo, que han surgido durante el desarrollo de la presente tesis doctoral, no incluidas en la presente memoria / Other publications which have elaborated during the PhD thesis, but its not have been included herein thesis:

9. Benítez, M., **Romero, D.**, Chiroso, M. & Real, R. In review. Eco-geographical characterization of aquatic microhabitats used by amphibians in the Andalusia Mediterranean Basin (Spain).

10. **Romero, D.**, Duarte, J., Narváez, L., Farfán, M.A. & Real, R. 2014. Presence of the leech *Placobdella costata* in the south of the Iberian Peninsula. Acta Parasitologica, 59: 259–262. ISSN 1230–2821. Doi: 10.2478/s11686-014-0232-4. **FI: 0.965**, en 2013, la 25/36 en Parasitología, **Q3**.

11. Ayres, C., *et al.*, 2013 (**Romero, D.**). Conservation projects for *Emys orbicularis* in Spain. Herpetology Notes, 6: 157–164.

12. **Romero, D.**, Duarte, J., Narváez, L., Farfán, M. A. & Real, R. 2013. Nueva cita de *Pelodytes ibericus* en la Serranía de Ronda (Parque Natural Sierra de Grazalema, Málaga). Boletín de la Asociación Herpetológica Española, 24: 33–37.

13. **Romero, D.**, Duarte, J., Farfán, M. & Real, R. 2013. Daños producidos a ejemplares de *Triturus pygmaeus* por escarabajos buceadores (*Dytiscus* spp.). Boletín de la Asociación Herpetológica Española, 24: 35–37.

14. Báez, J. C., **Romero, D.** & Ferri- Yáñez, F. 2013. Ranas, Sapos y Científicos. Encuentros en la Biología, 6: 11–13.

15. Báez, J. C., Bellido, J. J., Ferri-Yáñez, F., Castillo, J. J., Martín, J. J., Mons, J. L., **Romero, D.** & Real, R. 2011. The North Atlantic Oscillation and Sea Surface Temperature affect loggerhead abundance around the Strait of Gibraltar. *Scientia Marina*, 75: 571–575. Doi: 10.3989/scimar.2011.75n3571. **FI: 1.247**, la 56/102 en *Biología marina y de Agua Dulce*, **Q3**.

Breve Curriculum Vitae

David Romero Pacheco nació en San Pablo de Buceite (Cádiz) el 24 de Mayo de 1983. Desde su muy temprano en su desarrollo personal sintió curiosidad por el entorno natural que le rodeaba, sintiéndose especialmente atraído por la fauna. Tras su periodo educativo completo, decidió seguir los pasos que le marcaba su vocación y realizar la Licenciatura de Biología en la Universidad de Málaga, acabando en 2007. Desde entonces, hasta que comenzó la tesis doctoral, colaboró con diferentes empresas en las que realizó trabajos de gestión y manejo de flora y fauna. Durante el curso 2006-2007 obtuvo una beca para colaborar con el Grupo de Investigación de Biogeografía, Diversidad y Conservación de la Universidad de Málaga. En 2008 obtuvo una beca predoctoral del Ministerio de Educación bajo el proyecto “Efectos previsibles del cambio climático en los vertebrados amenazados de España peninsular” para realizar la tesis doctoral en dicho departamento. Cursó los estudios de tercer ciclo en un programa de doctorado denominado “Análisis y Gestión de Paisajes Mediterráneos” impartido en la Universidad de Málaga con el que obtuvo la Suficiencia Investigadora y el Diploma de Estudios Avanzados bajo el proyecto “Efectos previsibles del cambio climático en la distribución de reptiles amenazados de España” con la calificación de Sobresaliente. Posee el Certificado de Aptitud Pedagógica y ha impartido docencia en diversas asignaturas de las Licenciaturas de Ciencias Ambientales y Ciencias Biológicas. Ha participado en proyectos de investigación del Plan Nacional, de la AEI y de la Agencia de Obra Pública (Consejería de Fomento y Vivienda). Ha publicado doce artículos, varios de ellos en revistas científicas incluidas en el Science Citation Index (SCI). Además, ha participado en una veintena de contribuciones a congresos de carácter científico tanto nacionales como internacionales y e impartido charlas en varias jornadas de carácter divulgativo en temas de gestión de fauna.

En revisión y preparación

Romero, D., Olivero, J., Brito, J. C. & Real, R. Sent. Comparison of approaches to combine species distribution models.

Benítez, M., **Romero, D.**, Chiroso, M. & Real, R. In review. Eco-geographical characterization of aquatic microhabitats used by amphibians in the Andalusia Mediterranean Basin (Spain).

Romero, D., Olivero, J. & Real, R. In preparation. Uncertainty on distribution models of the vertebrates threatens species in mainland Spain.

2014

Romero, D., Ferri-Yáñez, F., Báez, J. C., Bellido, J. J. & Real, R. 2014. Modelling favourability for invasive species encroachment to identify areas of native species vulnerability. The Scientific World Journal. TSWJ. Doi: 10. 1155/2014/519710. **FI: 1.219**, la 16/55 en Ciencias Multidisciplinares, **Q2**.

Romero, D., Duarte, J., Narváez, L., Farfán, M. A. & Real, R. 2014. Presence of the leech *Placobdella costata* in the south of the Iberian Peninsula. Acta Parasitologica, 59: 259–262. ISSN 1230-2821. Doi: 10.2478/s11686-014-0232-4. **FI: 0.965** en 2013, la 25/36 en Parasitología, **Q3**.

Romero, D., Olivero, J., Márquez, A. M., Báez, J. C. & Real, R. 2014. Resumen del trabajo “Uncertainty in distribution forecasts caused by taxonomic ambiguity under climate change scenarios: a case study with two newt species in mainland Spain”. Froglog 22: 74–75.

2013

Romero, D., Duarte, J., Narváez, L., Farfán, M. A. & Real, R. 2013. Nueva cita de *Pelodytes ibericus* en la Serranía de Ronda (Parque Natural Sierra de Grazalema, Málaga), volumen 24(2).

Cesar Ayres, *et al.* (Romero, D.) 2013. Conservation projects for *Emys orbicularis* in Spain. Herpetology Notes, volume 6: 157–164.

Romero, D., Olivero, J., Márquez, A. M., Báez, J. C. & Real, R. 2013. Uncertainty in distribution forecasts caused by taxonomic ambiguity under climate change scenarios: a case study with two newt species in mainland Spain. Journal of Biogeography, 41: 111–121. Doi. 10.1111/jbi.12189. **FI: 4.969**, la 2/46 en Geografía Física, **Q1**.

Real, R., David, R. & Márquez, A. L. 2013. Estimating how inflated or obscured effects of climate affect forecasted species distribution. PLoS One. Doi: 10.1371/journal.pone.0053646. **FI: 3.534**, la 8/55 en Ciencias Multidisciplinares, **Q1**.

Romero, D., Duarte, J., Farfán, M. & Real, R. 2013. Daños producidos a ejemplares de *Triturus pygmaeus* por escarabajos buceadores (*Dytiscus* spp.). Boletín de la Asociación Herpetológica Española. 24: 35–37.

Báez, J. C., Romero, D. & Ferri- Yáñez, F. 2013. Ranas, Sapos y Científicos. Encuentros en la biología, Encuentros en la Biología, 6: 11–13.

2012

Romero, D., Olivero, J. & Real, R. 2012. Comparative assessment of different methods for using land-cover variables for distribution modelling of *Salamandra salamandra longirostris*. Environmental conservation, 40: 48–59. Doi: <http://dx.doi.org/10.1017/S037689291000227>. **FI: 2.320**, la 12/41 en Conservación de la Biodiversidad, **Q2**.

Duarte, J., Romero, D., Farfán, M. A. & Real, R. 2012. El galápago europeo amplía su distribución conocida en Andalucía. *Quercus*, 312: 23.

Romero, D., Ferri-Yáñez, F., Báez, J. C. & Real, R. 2012. Efecto de las carreteras en vertebrados amenazados. *Encuentros en la Biología* 5: 5–9.

Romero, D., Olivero, J., & Real, R. 2012. Resumen del trabajo “Comparative assessment of different methods for using land-cover variables for distribution modelling of *Salamandra salamandra longirostris*”. *Froglog* 20(5):65.

2011

Romero, D., Báez, J. C., Ferri-Yáñez, F., Bellido, J. J., Castillo, J. J. & Real, R. 2011. Nuevas citas de *Mauremys leprosa* y *Trachemys scripta* en la provincia de Málaga. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 22: 105–107.

Báez, J. C., Bellido, J. J., Ferri-Yáñez, F., Castillo, J. J., Martín, J. J., Mons, J. L., Romero, D. & Real, R. 2011. The North Atlantic Oscillation and Sea Surface Temperature affect loggerhead abundance around the Strait of Gibraltar. *Scientia Marina*, 75: 571–575. Doi: 10.3989/scimar.2011.75n3571. **FI: 1.247**, la 56/102 en *Biología marina y de Agua Dulce*, **Q3**.

2010

Romero, D., Ferri-Yáñez, F., Báez, J. C. & Real, R. 2010. Indicios de reproducción de *Trachemys scripta elegans* en lagunas de Málaga. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 21: 100–101.

Anteriores a 2010

Duarte, J., Farfán, M. A., Romero, D., Vargas, J. M., Real, R. & Rubio, P. J. 2008. Favorabilidad, selección de hábitat, distribución y abundancia primaveral de la cabra montés (*Capra pyrenaica*) en el macizo de Sierra Blanca y Canucha (provincia de

Málaga, SO de España). En: E. Granados, J. Cano, P. Fandos, y R. Cadenas (eds.). Tendencias actuales en la conservación y el estudio de los caprinos europeos. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía. Sevilla, 29–45 pp.

Romero, D. & Real, R. 2008. Emplazamiento de juveniles de *Triturus pygmaeus* (Wolterstorff, 1905) durante la época estival, en una charca temporal de Cádiz. Boletín de la Asociación Herpetológica Española, 19: 18-19.

Romero, D. & Real, R. 2007. Albinismo Parcial en un macho de *Triturus pygmaeus* (WOLTERSTORFF, 1905). Boletín de la Asociación Herpetológica Española, 18: 93.

Esta tesis acabó de escribirse el 25 de Octubre de 2014 en el departamento de
Biología Animal de la Universidad de Málaga.



De muestreo en las sierras de San Pablo de Buceite (2008).
Charca la Oscura. Cádiz. Fotografía: Macarena Romero

Tesis Doctoral/PhD Thesis 2014

D. Romero Pacheco is a student at the University of Málaga with a grant of the "Ministerio de educación y ciencia" -FPU; AP2007-03633.

"Inocentes e infinitos por igual son los placeres de la observación y los recreos deparados por la afición a analizar la vida" Henry James.

